АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

6

ИЮНЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

УДК 581.55

С. А. Дыренков

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА СТЕПЕНИ СЛОЖНОСТИ СТРОЕНИЯ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

S. A. DYRENKOV. QUANTITATIVE EVALUATION OF THE DEGREE OF STRUCTURAL COMPLEXITY IN THE FOREST PHYTOCOENOSES

Принято считать, что полное суждение о сложности строения фитоценоза (биоценоза) можно составить по его видовому составу с учетом количественного соотношения биомассы отдельных видов (Odum, 1959; Гиляров, 1967). Для количественной оценки степени сложности строения сообществ предложено много различных показателей, удачно разделенных в недавней обзорной статье А. М. Гилярова (1967) на две группы: 1) основанные на каком-либо типе статистического распределения обилия видов и 2) не зависящие от гипотетического распределения, основанные на использовании методов теории информации.

Из чисто логических предпосылок следует отдать предпочтение второй группе. Во-первых, именно задачей теории информации (в отличие от математической статистики) является поиск и количественная оценка разнообразия, выяснение того, что можно установить благодаря той или иной степени разнообразия (Кастлер, 1960). Во-вторых, при их применении не вводится заранее возможной ошибки, связанной с обычно принимаемой нулевой гипотезой о нормальном типе распределения видов. Построение гипотезы о типе статистического распределения между тем само по себе дело очень ответственное и сложное.

Биологи уже приобрели некоторый положительный опыт применения кибернетических понятий, терминов и методов теории информации (Александрова, 1964; Шмальгаузен, 1968, и др.). Прежде всего это относится к понятиям «информация», «количество информации» и в связи с этим к формуле Шеннона-Винера для вычисления количества селективной информации: $H_{(x)} = -\sum_i p_i \log_2 p_i \ldots (1)$, где x — группа событий с категориями i и соответствующими вероятностями p_i, а $H_{(x)}$ — количество информации в x.

В связи с обычным применением наиболее эффективного бинарного кода основанием логарифма в формуле берется 2. В этом случае единица измерения количества информации — бит.

Информация связана с ансамблем возможных исходов некоторого события. Ее величина абстрактна, она зависит только от вероятности исходов, но не от их причин и не от их следствий. Именно эти свойства позволяют количеству информации быть бесстрастным измерителем степени разнообразия, или степени сложности, структуры различных биологических систем.

Как измеритель степени разнообразия количество информации $H_{(x)}$ в биологических исследованиях успешно применяется: в генетике — сумма произведений отрицательных логарифмов концентрации отдельных генов на их относительные концентрации используется как мера наследственной информации на ген в популя[redacted]0, 1968);

— в экологии — сумма произведений логарифмов доли участия каждой структурной единицы сообщества в создании его общей биомассы используется как мера информации, приходящаяся на такую единицу (Margalef, 1957 г.; Patten, 1962 г.; Mac Arthur, 1964 г., — цит. по: Гиляров, 1967);

— в лесоведении — «математическая энтропия» используется как мера дифференцированности деревьев в древостоях по их размерам (Соловьев, 1967).

Особое достоинство всех этих «информационных индексов разнообразия» (термин Гилярова) состоит в том, что, кроме простого сравнения сложности биосистем одного и того же порядка, создается возможность оценивать сопряженность усложнения или упрощения отдельных частей биологических систем. Например — связать разнообразие видов с разнообразием элементов местообитания и выяснить, какие именно элементы ответственны за разнообразие (Mac Arthur, 1964 г.).

В настоящей работе сделана попытка применить индексы разнообразия для измерения сложности строения основных ярусов лесных фитоценозов и проверить распространенное мнение о том, что в эндодинамических сукцессиях развитие растительных сообществ идет от простого нестабильного к более сложному и стабильному. При этом нами использована часть материалов, полученных при исследованиях ельников Вепсовской возвышенности в пределах Ленинградской области (Ребово-Конецкое лесничество Капшинского лесхоза). В полевых и лабораторных работах, кроме автора, участвовали сотрудники отдела лесоводства Института лесного хозяйства О. Р. Адашевская и Т. А. Бабак и почвовед Г. Б. Мельницкая.

Краткая характеристика района исследований и подробное изложение методики сбора материала в поле приведены в прежних публикациях (Дыренков, 1968; Дыренков и др., 1969). Поэтому здесь мы ограничиваемся описанием конкретных объектов исследования и метода обработки материалов для вычисления информационных индексов разнообразия.

Методика

Объектами исследования были три участка со строго идентифицированными местообитаниями, принадлежащими к типу, который нами назван «Дренированные супеси на валунных суглинках покатых склонов холмов и гряд озерно-холмистого моренного ландшафта западной части Вепсовской возвышенности». Фитоценозы, занимающие эти участки, согласно анализу с применением методов, описанных в пособиях В. Н. Сукачева и С. В. Зонна (1961), А. П. Шенникова (1964) и Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951), принадлежат к вариантам одной растительной ассоциации Picea abies—Oxalis acetosella+Vaccinium myrtillus—Hylocomium splendens.

Таким образом, мы имели дело с участками одного и того же типа биогеоценоза, различия между которыми обусловлены тем, что фитоценозы отражают разные этапы эндодинамических восстановительных смен ельников.

Для каждого участка оценка сложности строения основных ярусов фитоценозов (древесного, травяно-кустарничкового и мохового) сделана как традиционными ботаническими методами, так и с применением информационных индексов разнообразия ($H_{(x)}$), рассчитанных по формуле (1).

За p_i принята доля участия каждой структурной единицы яруса сообщества в создании биомассы этого яруса.

Для мохового и травяно-кустарничкового ярусов, по предложению А. М. Гилярова (1967), величина p_i вычислялась как доля участия отдельных видов в проективном покрытии (надземными частями), которая тесно коррелирует с весовой долей в биомассе яруса.

Для древесного яруса рассчитаны три величины $H_{(x)}$: 1) с учетом только видового состава;[1] 2) с учетом дифференциации биомассы яруса по «древостоям элементов леса» в смысле Н. В. Третьякова (1952), т. е. с учетом возрастной структуры популяций; 3) с учетом дифференциации биомассы не только по возрастным группам в популяциях, но и по классам крупности деревьев (ступеням толщины).

---

[1] Этот наиболее простой индекс для определения сложности структуры древостоев предложен впервые И. И. Шмальгаузеном в набросках его незаконченной книги «Кибернетика как учение о саморазвитии живых существ» — см. И. И. Шмальгаузен, 1968, стр. 207.

Во всех этих трех случаях p_i — это доля участия древесного запаса соответствующей структурной единицы (M_i) в суммарном древесном запасе древостоя (M): $p_i = \frac{M_i}{M}$. Предполагается, что это отношение близко к отношению общей биомассы структурной единицы к общей биомассе яруса.

При вычислениях использованы четырехзначные математические таблицы Милн-Томпсона и Комри (1961).

Результаты исследования

Пробная площадь 1, кв. 187, 0.83 га. Фитоценоз близок к климаксовому (восстановительная смена растительности), об этом свидетельствует высокий возраст господствующего поколения ели (160 лет) и наличие поколений ели старше 200-летнего возраста.

Согласно данным о структуре древостоя и предложенной нами ранее классификации вариантов возрастной структуры (Дыренков, 1967) — это относительно разновозрастный древостой демутационной фазы смен (58% общего запаса ели принадлежит поколению 121—160 лет, текущий прирост превышает текущий отпад). Полог древесного яруса имеет горизонтально-вертикальную сомкнутость, не позволяющую выделить таксационные ярусы. Формальный (по соотношению древесного запаса) состав древостоя 5.4 $Е_{121-160}$ (средняя высота $H=22.4$ м, средний диаметр $D=26.3$ см); 1.9 $Е_{161-200}$ ($H=24.3$ м; $D=32.6$ см); 1.0 $Е_{81-120}$ ($H=17.2$ м; $D=16.7$ см); 0.7 $Е_{41-80}$ ($H=13.5$ м; $D=13.5$ см); 0.4 $Е_{\text{св. } 200}$ ($H=26.4$ м; $D=45.6$ см); 0.6 $Б_{81-160}$ ($H=24.4$ м; $D=24.9$ см).

Класс бонитета III, сумма площадей сечений на высоте груди (абсолютная полнота) 25.2 $м^2$/га, запас растущего леса 272 $м^3$/га, сухостой — 32 $м^3$/га. На 1 гектаре насчитывается 3.6 тыс. экземпляров елового подроста старше 3 лет, расположенного в основном куртинами; около 11 тыс. всходов ели (1—3 года) и 120 экземпляров корневых отпрысков осины[1] — «торчков», отмирающих на 2—3-й год. Ярус подлеска не выражен. Единично встречаются рябина *Sorbus aucuparia* L. и ива *Salix caprea* L.

Травяно-кустарничковый ярус включает 25 видов растений. В первом подъярусе явно доминирует черника, во-втором — кислица и майник. Горизонтальное сложение яруса неравномерно: сопряженно с изменением микрорельефа проективная сомкнутость колеблется от 10% (микропонижения) до 80% (сомкнутые куртины черники на микроповышениях), в среднем 32%.

Видовой состав нижних ярусов фитоценоза с оценкой обилия—покрытия, степени ассоциированности особей каждого вида и доли участия биомассы вида в общей биомассе яруса показан в табл. 1.

Для характеристики соотношения фитоценотипов в каждом ярусе мы применили так называемый «коэффициент пестроты сложения» (K), который вычислили как отношение видов доминантов (D) и субдоминантов (S) к общему числу видов в ярусе (N), т. е. $K = \frac{S+D}{N}$. От обычно употребляемого K (см. у А. П. Шенникова, 1964, стр. 129) он отличается постановкой в числитель суммы $S+D$ вместо «среднего числа видов на учетной площадке». В сумму $S+D$ включены виды, имеющие при встречаемости более 60% оценку обилия — покрытия не менее 1.

Коэффициент пестроты сложения оказался равным для травяно-кустарничкового яруса — 0.17. Он невелик, что означает с точки зрения флористического состава неравномерность сложения яруса.

В состав мохового яруса входит 14 видов (табл. 1). Он сложен более равномерно; проективная сомкнутость колеблется от 60 до 100% (в среднем — 89%), коэффициент пестроты сложения равен 0.31. Доминантами с почти равным участием являются *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, уступающие место *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii* лишь в отчетливо выраженных микропонижениях.

---

[1] Осина окончательно выпала из состава древостоя сравнительно недавно; имеются усохшие деревья с необлупившейся корой.

ТАБЛИЦА 1

Фитоценотическая оценка нижних ярусов фитоценозов (пробные площади 1-я, 3-я, 4-я)

Вид	1-я		3-я		4-я	
	AD, G	p_i	*AD, G*	p_i	*AD, G*	p_i
I. Травяно-кустарничковый ярус						
Vaccinium myrtillus L.	2.2	0.684	3.3	0.938	2.2	0.134
V. vitis-idaea L.	+.1	0.029	1.2	0.008	1.2	0.005
Oxalis acetosella L.	2.3	0.094	2.3	0.007	3.3	0.669
Majanthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	2.2	0.136	2.2	0.045	2.2	0.134
Melampyrum silvaticum L.	1.1	0.006	1.1	0.000	1.1	0.004
Trientalis europaea L.	1.1	0.004	+.1	0.000	1.1	0.004
Ramischia secunda (L.) Garcke	1.2	0.002	1.1	0.000	1.1	0.001
Pyrola rotundifolia L.	—	—	+.2	0.000	1.1	0.001
Linnaea borealis L.	1.2	0.004	1.2	0.000	1.2	0.004
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	1.3	0.014	1.3	0.001	1.4	0.028
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	1.2	0.002	1.2	0.001	1.2	0.001
Rubus saxatilis L.	+.1	0.002	+.1	0.000	1.1	0.004
Convallaria majalis L.	+.1	0.001	+.1	0.000	+.1	0.001
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	1.2	0.011	+.1	0.000	+.1	0.002
Dryopteris lanceolato-cristata (Hoffm.) Alston.	+.1	0.004	+.1	0.000	+.1	0.002
Athyrium filix-femina (L.) Roth	+.1	0.001	+.1	0.000	+.1	0.001
Lycopodium annotinum L.	+.2	0.001	—	—	—	—
Lusula pilosa (L.) Willd.	+.1	0.001	+.1	0.000	+.1	0.000
Fragaria vesca L.	+.1	0.001	+.1	0.000	+.1	0.001
Viola canina L.	+.1	0.000	—	—	+.1	0.000
Platanthera bifolia (L.) L. C. Rich.	—	—	+.1	0.000	—	—
Orchis maculata L.	—	—	—	—	+.1	0.000
Carex globularis L.	1.2	0.000	—	—	—	—
Equisetum silvaticum L.	+.1	0.000	—	—	—	—
Angelica silvestris L.	+.1	0.000	—	—	—	—
Crepis paludosa (L.) Moench	+.1	0.001	+.1	0.000	—	—
Solidago virgaurea L.	1.1	0.002	1.1	0.000	1.1	0.004
Geranium silvaticum L.	+.1	0.000	+.1	0.000	+.1	0.000
Число видов, сумма	25	1.000	22	1.000	22	1.000
II. Моховой ярус						
Hylocomium splendens (Hedw.) Br. eur.	3.2	0.227	3.2	0.361	4.2	0.700
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitten.	2.2	0.241	2.2	0.301	2.2	0.140
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	1.2	0.019	2.2	0.211	2.2	0.126
Dicranum undulatum Ehrh.	1.2	0.041	1.2	0.045	1.2	0.026
D. scoparium (L.) Hedw.	+.2	0.001	+.2	0.012	+.2	0.000
Ptilium crista-castrensis (L.) De Not.	1.2	0.033	1.2	0.045	—	—
Brachythecium salebrosum (Hoffm.) Br. eur.	+.2	0.019	—	—	+.2	0.004
Polytrichum commune L.	2.3	0.199	1.3	0.006	+.3	0.002
P. juniperinum Willd.	+.2	0.001	+.2	0.001	—	—
Sphagnum girgensohnii Russ.	2.2	0.214	1.2	0.015	+.2	0.001
Sph. recurvum P. Beauv.	+.3	0.001	—	—	—	—
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	+.2	0.002	—	—	—	—

№ п. п.	Вид	1-я		3-я		4-я	
		AD, G	p_i	*AD, G*	p_i	*AD, G*	p_i
13.	*Rhodobryum roseum* (Weis.) Limpr.	+.1	0.002	+.1	0.003	+.1	0.001
14.	*Mnium* sp.	+.2	0.000	+.2	0.000	—	—
	Число видов, сумма	14	1.000	11	1.000	9	1.000

Примечание. Аналитические признаки нижних ярусов: *AD* (Abundanz-Dominanz) — оценка обилия-покрытия по шестибалльной шкале Браун-Бланке; *G* (Geselligkeit) — оценка степени ассоциированности особей каждого вида в группы по пятибалльной шкале того же автора (Braun-Blanquet, 1951). Оценка p_i представляет собой выраженную в долях единицы степень участия вида в проективном покрытии (прямое определение) надземными частями соответствующего яруса фитоценоза.

Горизонтальная расчлененность нижних ярусов фитоценоза хорошо передает пестроту микрогидрологических условий (увлажнения корнеобитаемых горизонтов почвы) и соответствует наличию трех почвенных разностей: 1) грубогумусная слабоподзолистая супесчаная почва на валунном суглинке — около 70%, 2) оторфованная грубогумусная почва — 20%, 3) торфяно-перегнойная супесчаная почва — около 10%. Мощность отдельных горизонтов профиля и аналитическая характеристика приведены в табл. 2.

Пробная площадь 3, кв. 186, 0.25 га. Фитоценоз типичен для той фазы восстановительных смен, в которой при уже прочно установившемся господстве в древесном ярусе ели еще сохранилась заметная доля в составе древостоя «пионеров леса» — осины и березы перестойного возраста. Поколение ели 121—160 лет составляет до 99% от общего запаса ели, поэтому древостой следует отнести к категории условно одновозрастных. Обычная для более поздних фаз эндодинамических восстановительных смен разновозрастность лишь начинает формироваться — наличие поколения ели 41—80 лет.

Состав древостоя: I ярус — 8.3 $\text{Е}_{121-160}$ (средняя высота $H=21.1$ м, средний диаметр $D=22.6$ см); 1.0 Б_{81-120} ($H=23.4$ м; $D=25.0$ см); 0.7 Ос_{140} ($H=22.2$ м; $D=55.0$ см); II ярус — 10.0 Е_{41-80} ($H=17.2$ м; $D=15.1$ см).

Класс бонитета III, абсолютная полнота 1-го яруса 35.2 м^2/га, запас — 370 м^3/га; 2-го яруса, соответственно, 0.4 м^2/га и 4 м^3/га. Сухостой — 41 м^3/га. Подроста ели (до 40 лет) очень мало — 0.5 тыс. экз./га. На гектаре насчитывается около 17.5 тыс. всходов ели (1—3 лет), 0.8 тыс. экземпляров березы 3—10 лет и 0.3 тыс. экземпляров 1—5-летних осиновых «торчков». Подлесок отсутствует, единично встречается рябина.

В состав травяно-кустарничкового яруса входят 22 вида (табл. 1). Доминанты те же, что и на пробной площади 1. Горизонтальное сложение неравномерное: местами черника образует сплошные заросли, местами кустарнички вовсе отсутствуют. Проективная сомкнутость колеблется от 20 до 70% (в среднем 38%). Коэффициент пестроты сложения 0.35, т. е. в 2 раза выше, чем на пробной площади 1.

В моховом ярусе повсеместно доминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* с заметной примесью *Rhytidiadelphus triquetrus*. Всего в составе яруса 11 видов, проективная сомкнутость колеблется от 40 до 100% (в среднем 72%), коэффициент пестроты сложения яруса 0.42.

Почвенный покров здесь более однороден, чем на пробной площади 1. Фон остается прежним — грубогумусная слабоподзолистая супесчаная почва на тяжелом моренном суглинке (около 90% площади), но отклонения от этого основного почвенного типа иные, без признаков заболачивания: модергумусная слабоподзолистая почва (парцеллы групп осины и березы) и грубогумусная сильноподзолистая почва (под сомкнутыми группами ели).

Пробная площадь 4, кв. 187, 0.23 га. Это ельник, сформировавшийся после соснового насаждения или возникший при длительном

Номер пробной площади	Почва	Индекс горизонта	Глубина горизонта, мощность (в см)	pH		Г. К. в мг-экв. на 100 г почвы	Обменные основ. в мг-экв. на 100 г почвы			Степень насыщ. основ. (в %)	Содержание гумуса (в %)	Потери при прокаливании (в %)	Азот (в %)	Углерод (в %)	C : N
				в KCl	в H_2O		Ca	Mg	сумма						
1-я	Грубогумусная слабо подзолистая супесчаная на моренном валунном суглинке.	A_0	0—3	3.42	4.40	54.11	8.15	12.02	20.17	27	—	89.42	1.045	51.83[1]	49.7
		A_1	4—10	3.46	4.30	12.46	2.33	2.13	4.46	26	3.51	—	0.592	2.03	34.3
		B	11—65	4.40	5.70	4.27	1.16	0.87	2.03	32	0.51	—	0.502	0.30	0.6
		BC	66—110	3.85	5.50	3.92	2.81	2.18	4.99	56	0.20	—	0.424	0.11	0.2
3-я	Грубогумусная слабоподзолистая супесчаная на моренном валунном суглинке.	A_0	0—4	3.65	4.30	43.89	19.01	9.70	28.71	39	—	83.19	1.771	48.23	27.2
		A_1	5—8	3.85	4.60	33.46	1.65	2.50	4.15	11	8.41	—	0.704	4.88	7.00
		A_1A_2	9—15	3.40	4.60	9.97	0.87	1.85	2.72	21	2.40	—	0.616	1.38	2.2
		B	16—43	4.05	5.10	5.70	1.36	2.13	3.49	38	0.51	—	0.344	0.29	0.8
		BC	44—90	3.50	5.45	6.41	5.96	6.42	12.38	65	0.34	—	0.354	0.20	0.6
4-я	Грубогумусная слабоподзолистая супесчаная на моренном суглинке.	A_0	0—5	3.15	4.35	44.14	18.24	15.52	33.76	43	—	79.16	1.852	45.91	24.6
		A_0A_1	6—8	3.20	4.10	44.14	5.24	3.49	8.73	16	—	25.34	0.648	14.69	22.6
		A_2	9—10	3.45	4.65	7.12	1.55	2.33	3.88	35	0.12	—	0.496	0.07	0.1
		B_1	11—65	4.60	5.50	4.27	1.94	2.13	4.07	47	0.45	—	0.400	0.25	0.6
		BC	66—100	4.25	5.10	3.38	1.75	1.74	3.49	51	0.16	—	0.328	0.09	0.3

[1] Углерод органического вещества.

заселении вторично-открытой территории сначала сосной и мелколиственными породами (березой, осиной), а затем елью. К моменту наблюдения сформировался условно-одновозрастный древостой ели со значительной долей в составе пионерных пород. По запасу господствует поколение ели 81—120 лет, которое на 60—40 лет моложе самых старых деревьев (сосны). В дальнейшем ходе восстановительных смен легко предвидеть формирование разновозрастного древостоя ели: уже имеется древостой элемента леса $Е_{41-80}$.

В смысле «подвинутости» в сторону формирования коренных (климаксовых) фитоценозов древостой находится примерно в той же фазе, что и древостой на пробной площади 3. Но он имеет несколько более сложное строение, что связано с особенностями формирования в период, предшествующий установлению господства поколения ели 81—120 лет.

Состав древостоя: 6.1 $Е_{81-120}$ (средняя высота H=21.3 м, средний диаметр D=21.0 см); 0.1 $С_{160}$ (H=28.0 м; D=32.0 см); 3.1 $Б_{81-120}$ (H=25.4 м; D=25.4 см); 0.7 $Ос_{81-120}$ (H=29.0 м; D=52.0 см); ед. $Е_{41-80}$ (H=8.0 м; D=8.0 см).

Класс бонитета III, абсолютная полнота равна 34.8 м²/га, общий запас растущего леса — 387 м³/га, а сухостоя — 45 м³/га (главным образом осина и береза). Подроста ели (3—40 лет) — около 1.0 тыс. экз./га, всходов ели (0—3 лет) — около 12 тыс. экз./га, осиновых «торчков» (0—5 лет) — 3.3 тыс. экз./га. Подлесок отсутствует, единично встречаются рябина и ива козья.

Моховой ярус образован 9 видами с выраженным доминированием *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Проективная сомкнутость яруса — 64% (40—90), коэффициент пестроты сложения — 0.50.

Травяно-кустарничковый ярус (22 вида) отличается сравнительно слабым развитием доминанта 1-го подъяруса (черника) и, наоборот, чрезвычайно мощным развитием доминанта 2-го подъяруса (кислица). Проективное покрытие равномернее (30—80%) и в среднем (55%) выше, чем на пробных площадях 1 и 3. Коэффициент пестроты сложения 0.48.

Судя по прикопкам, от основной почвенной разности — грубогумусной слабоподзолистой супесчаной почвы (табл. 2) — имеется лишь одно редкое (до 5% площади) отклонение — оторфованная грубогумусная слабоподзолистая супесь.

В табл. 3 дается сводка выявленных нами значений информационных индексов разнообразия строения ярусов фитоценозов (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Информационные индексы разнообразия (H_x-количество информации в битах) как показатель степени сложности строения ярусов фитоценозов

Ярусы фитоценозов	Номера пробных площадей		
	1-я	3-я	4-я
Древесный ярус:			
с учетом только флористического разнообразия (по породам)	0.328	0.623	1.237
с учетом возрастной структуры популяций (по элементам леса)	1.964	0.635	1.237
с учетом структуры древостоя (по ступеням толщины и элементам леса)	4.633	3.524	3.842
Травяно-кустарничковый ярус с учетом флористического разнообразия	1.890	0.424	1.605
Моховой ярус с учетом флористического разнообразия	2.551	2.176	1.340

Обсуждение

По совокупности приведенных выше данных положение фитоценозов пробных площадей в цепи эндодинамических смен вполне ясно. Фито-

ценозы на пробных площадях 3 и 4 — сериальные, с установившимся господством ели, сформировавшей условно-одновозрастные древостои, а фитоценоз на пробной площади 1-преклимаксовый, почти чистый по составу древесного яруса, имеющего усложненную структуру за счет разновозрастности и дифференцированности по размерам особей, входящих в состав популяции эдификатора (ели).

Различия между фитоценозами пробных площадей 3 и 4 предопределены историей их формирования. Большую структурную сложность фитоценоза на пробной площади 4, особенно в отношении флористического состава, обусловили, по-видимому, длительность начального заселения вторичнооткрытой территории (вырубки, гари и т. п.) и участие в составе древесного яруса большего числа компонентов: ели, сосны, березы и осины.

В число признаков, которые оказались сопряженными со степенью «подвинутости» фитоценозов в цепи эндодинамических смен, следует назвать.

1. Усложнение структуры древесного яруса за счет увеличения разновозрастности и разнородности по размерам особей популяции ели при одновременном усилении ее доминирования и эдификаторной роли и флористическом упрощении состава яруса (уменьшение участия, и, наконец, выпадение осины, березы и сосны).

2. Увеличение горизонтальной и вертикальной расчлененности древесного полога при уменьшении абсолютной полноты и запаса растущего леса. Сближение величины текущего отпада и текущего прироста, улучшение условий возобновления ели под пологом.

3. Увеличение пестроты сложения травяно-кустарничкового и мохового ярусов: незначительно — за счет большего флористического разнообразия (подселение группы видов, характеризующей локальное поверхностное заболачивание), значительно — за счет горизонтального расчленения ярусов и пятнистого смешения синузий, образованных растениями разных эколого-фитоценотических групп. Увеличение степени проективного покрытия мохового яруса и уменьшение степени покрытия травяно-кустарничкового яруса: усиление эдификаторной роли мхов.

4. Формирование более выраженного микрорельефа и комплексности почвенного покрова со сдвигом почвообразовательного процесса в целом в сторону накопления грубого гумуса, поверхностного заболачивания и начального торфообразования.

Некоторое снижение трофности почвы за счет консервации органики и азота в грубом гумусе, выщелачивания корнеобитаемых горизонтов $\left(\text{по табл. 2: увеличение } \frac{C}{N} \text{ в 2 раза, увеличение pH и уменьшение содержания азота и обменных оснований}\right)$.

Перечисленные признаки совпадают с уже известными из прежних работ, посвященных динамике северных ельников (Cajander, 1917; Cajander, Ilvessalo, 1921; Heikinheimo, 1922; Сукачев, 1928; Ilvessalo, 1933; Воропанов, 1950; Алексеев и Молчанов, 1954; Siren, 1955; Keltikangas, 1959, и др.). Количественные данные об этих признаках, полученные для ельников Вепсовской возвышенности, представляют интерес, поскольку приводятся в литературе впервые.

По характеру изменения величин информационных индексов разнообразия (табл. 3) можно заключить, что они применимы для демонстрации сопряженного изменения структурной сложности ярусов фитоценозов. Однако саму «структурную сложность» следует при этом понимать в более широком смысле, чем принято. Судить о структуре ценоза (яруса) только по видовому составу нельзя. По сложности видового состава древесного яруса мы должны были бы сделать вывод в пользу наибольшей структурной сложности фитоценоза на пробной площади 4, хотя по совокупности данных предпочтение отдается фитоценозу пробной площади 1.

Вопрос о выборе структурной единицы при количественном учете «степени разнообразия» и «структурной сложности» биологической си-

стемы или ее части методически очень важен и в каждом случае его должен решать сам исследователь применительно к поставленной задаче.

В нашем случае, применительно к объектам исследования, данные относительно древесного яруса убеждают в том, что усложнение структуры в связи со степенью подвинутости фитоценозов в цепи эндодинамических смен отражается лучше, чем при учете одного лишь состава, характеристикой распределения биомассы по «элементам леса», а еще более четко — при дополнительном рассмотрении распределения биомассы по классам крупности (размера) особей, входящих в популяции видов, образующих ярус.

Структурное разнообразие популяции эдификатора оказывается здесь фитоценотически относительно более важным, чем флористическое разнообразие древесного яруса.

Большую пользу принесло бы, вероятно, при вычислении информационных индексов разнообразия также более дробное расчленение популяций доминантов травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Действительно ли строение мохового яруса в фитоценозе на пробной площади 4 проще, чем на пробной площади 3 (индексы 1.340 и 2.176)? Надежнее, чем только по количественному соотношению биомассы видов, об этом можно было бы судить при учете структуры популяции *Hylocomium splendens* (например, при учете состава экотипов).

Само по себе применение методов теории информации, как и методов математической статистики, не может увеличить наших знаний о существе биологических явлений, а лишь помогает привести имеющиеся знания в больший порядок (Кастлер, 1960). С этих позиций мы присоединяемся к мнению Ю. П. Сырникова (1966) о необходимости более осторожно оперировать родственными, но стоящими на разном уровне абстракции понятиями термодинамики и теории информации (см. дискуссию в сб. «Термодинамика живых систем», Л., 1966).

Заключение

Количественная оценка «степени сложности» строения древесно-растительных сообществ с применением методов теории информации возможна и желательна.

Применение информационных индексов разнообразия не вызывает никаких затруднений при формальной статичной сравнительной оценке двух однородных объектов. Но выявлению сопряженности усложнения (упрощения) разных биологических систем или их частей информационные индексы могут служить лишь при условии предварительного решения самостоятельной методической задачи — выборе рассматриваемых в каждой системе (части системы) структурных единиц. Этот выбор полностью относится к компетенции исследователя как специалиста-биолога.

Конкретные результаты наших исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. Структурная сложность фитоценозов еловых лесов возрастает в ходе эндодинамических смен от сериальных ценозов к климаксовым. При этом усложнение происходит не столько за счет увеличения флористического разнообразия состава, сколько за счет большей дифференцированности (по возрасту, размерам и т. д.) особей в популяциях эдификатора и, вероятно, доминантов подчиненных ярусов.

2. У равноподвинутых сериальных ценозов структурная сложность тем выше, чем больше обусловленная предшествующим ходом формирования горизонтальная и вертикальная расчлененность полога древесного яруса и чем разнообразнее их видовой состав.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Алексеев С. В., А. А. Молчанов. (1954). Выборочные рубки в лесах Се-

вера. — Воропанов П. В. (1951). Ельники Севера. — Гиляров А. М. (1967). Теория информации в экологии. Усп. соврем. биолог., 64, 4. — Дыренков С. А. (1967). Возрастная структура и строение некоторых типов еловых лесов бассейна реки Вычегды. В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Д. Востока и Урала. — Дыренков С. А. (1968). О смене сосны елью на Вепсовской возвышенности. Лесоведение, 5. — Дыренков С. А., О. Р. Адашевская, В. Н. Федорчук. (1969). Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление). В сб. н.-и. работ по лесному хозяйству ЛенНИИЛХ, 12. — Кастлер Г. (1960). Азбука теории информации. В кн.: Теория информации в биологии. — Милн-Томпсон Л. М., Л. Дж. Комри. (1961). Четырехзначные математические таблицы. — Соловьев В. А. (1966). Биологические системы и энтропия. В сб.: Термодинамика живых систем. Тр. ЛТА, 104. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). — Сукачев В. Н., С. В. Зонн. (1961). Методические указания к изучению типов леса. В сб.: Термодинамика живых систем. (1966). Тр. ЛТА, 104. — Сырников Ю. П. (1966). О соотношении понятий энтропии и информации в термодинамике живых систем. Тр. ЛТА, 104. — Третьяков Н. В. (1952). Некоторые положения советской лесной таксации. В кн.: Справочник таксатора. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Шмальгаузен И. И. (1960). Естественный отбор и информация. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Шмальгаузен И. И. (1968). Кибернетические вопросы биологии. — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensoziologie. — Cajander A. (1917). Katsaus Suomen metsätyyppeihin Metsätaloudellinen Aikakauslehti. — Cajander A., J. Ilvessalo. (1921). Über Waldtypen, II, Acta forest. fennica, 20. — Heikinheimo O. (1922). Pohjosis-Suomen Kuusimetsien hoito. Metsätieteellisen tutkimuslaitoksen julkaisuja. — Ilvessalo I. (1933). Metsätyypien esüntyminen eri maalajeilla. Metsätieteelisen Tutkimuslaitoksen julkaisuja. — Keltikangas V. (1959). Suomalaisista seinäsammaltyypeista ja nüdem asemasta Cajanderin luokitusjarjestelmässä. Acta forest. fennica, 69. — Odum E. (1959). Fundamentales of Ecology. — Siren G. (1955). The development of spruce forest on raw humus site in Northern Finnland and its ecology. Acta forest. fennica, 62.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

(Получено 27 III 1969).

SUMMARY

An attempt was made to use the informational indexes for the evaluation of the degree of complexity of all the main strata in forest phytocoenoses characteristic of virgin Piceeta myrtilloso-oxalidosa forest types. The site can be described as drained loamy sands covering boulder-loams on gently sloping hillsides and moraine ridges of the lake-hilly landscape in the western part of the Vepsian Uplands.

Informational indexes were calculated by means of the Shennon-Wiener formula:

$$H_{(x)} = -\sum_{i} pi \log_2 pi,$$

where pi is the quota of biomass inherent in the structural unit chosen either in an entire coenosis or in a stratum of the stand.

These results were compared to those obtained with the use of traditional phytocoenological methods (Sukachev, Zonn, 1961; Braun-Blanquet, 1951).

The informational indexes could be used for the purpose of estimating the correlated increase of the complexity in the strata in the course of vegetation successions only provided the choice of the structural units serving for the estimation of the «degree of complexity» was successful. Indeed, the structural complexity is shown to increase with the progressing endodynamic succession from serial communities to climax ones. The cause of this phenomenon is not so much the increasing diversity of the flora, but rather a more considerable differentiation with respect to the age and to the size of individual trees in the population of the edificator within the limits of one age-class.

The abovementioned complexity of coenoses characteristic of the same succession stage depends to a great extent on the following conditions:

1. the degree of horizontal and vertical differentiation in the forest canopy;
2. the number and biological characteristics of pioneer species colonizing secondary open areas, such as burns and clearings.

УДК 581.55 : 581.526.45

Ю. И. Самойлов

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО АНАЛИЗА СООТВЕТСТВИЯ МОЗАИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И СРЕДЫ НА ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ

С 6 рисунками

U. I. SAMOYLOV. AN ATTEMPT OF A QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE CONFORMITY OF THE VEGETATIONAL AND ENVIRONMENTAL PATTERN IN FLOOD-PLAIN MEADOWS

Под мозаичностью обычно понимается сложение фитоценозов из мелких структурных элементов (Ярошенко, 1958, 1961; Шенников, 1964, и др.). Однако неоднородность растительного покрова существует на разных пространственных уровнях. Для растительности целого района разнородными элементами могут считаться, например, заросли кустарников и луговые поляны между ними; если рассматривать луговой массив, то элементами будут уже отдельные фитоценозы, а при детальном исследовании ценозов внимание привлечет неравномерность их сложения — чередование латок, куртин, микрогруппировок, т. е. собственно мозаичность.

Во всех этих случаях пестрота растительности в той или иной степени связана с неоднородностью условий среды, но степень эта зависит от масштаба элементов. Когда пестротность изучается на уровне ценозов, т. е. элементы представляют собой достаточно крупные участки, в целом сильно отличающиеся друг от друга (в пределах каждого из них может существовать неоднородность более мелкая), связь с некоторыми факторами среды выступает достаточно четко. Это объясняется как широтой амплитуды изменений среды в пределах ряда ценозов, так и «поглощением», усреднением случайных и не скоррелированных со средой отклонений в распределении видов, возникающих благодаря неравномерности заноса зачатков, особенностям размножения видов и т. п.

Мозаичность внутри фитоценозов обусловлена целым рядом факторов, среди которых условия среды могут играть ведущую роль. Так, в высокогорьях описана микромозаика, определяемая нанорельефом (Ярошенко, 1951), в степях — зоогенная и фитогенная (Лавренко, 1951, 1952), в тундре — микромозаика, вызванная действием мороза, снеговой коррозией (Тихомиров, 1956). Тем не менее установление причин микромозаичности в пределах небольшого и однородного по микрорельефу участка нередко оказывается весьма сложным. Во-первых, микромозаика связана не только с неоднородностью распределения значений факторов среды, но и в высокой степени со свойствами самих растений (например, с особенностями их вегетативного размножения) и с взаимодействием их (Kershaw, 1963, 1964). Во-вторых, в узкой амплитуде условий среды ее влияние на растительность маскируется вследствие увеличения удельного веса случайных причин (см. выше), тоже способных вызвать мелкомасштабную пестротность (в особенности при отсутствии фактора, находящегося в минимуме).

Кроме того, степень обусловленности мозаики средой зависит от места ценоза в сукцессионном ряду — существуют данные, свидетельствующие о большей чувствительности молодых, развивающихся ценозов (которые в то же время и более мозаичны) к незначительным колебаниям среды по

сравнению с ценозами, представляющими заключительные стадии сукцессии (Грейг-Смит, 1967).

Все это усложняет выявление причин мозаичности растительного покрова и подчас делает такое выявление невозможным без применения количественных методов.

В данной работе мы попытались установить степень обусловленности мозаики растительности условиями среды на небольших луговых участках. Учитывая отмеченное выше, для решения поставленной задачи необходимо было: а) рассматривать не только связи растительности с факторами среды, но и взаимоотношения между видами; б) исследовать участки (и растительность, и среду) количественно и с высокой степенью подробности; в) проводить работу на «динамичных» сообществах с выраженной мозаичностью мелкого масштаба.

Для проведения исследования были выбраны два луговых участка, расположенных в прирусловье речных пойм. Такой выбор обусловлен следующими соображениями: во-первых, луговой растительный покров прирусловой поймы отличается мелкой мозаичностью и весьма лабилен, быстро отзываясь на изменение условий существования; во-вторых, в небольшом участке поймы случайное варьирование среды нивелируется регулярным отложением «плаща» однородных по химизму и гранулометрии наилков.

Первый участок, площадью 156 м^2 (24×6.5 м), находился в прирусловой средневысокой пойме р. Луги, в 20 м от русла. Вдоль участка, перпендикулярно к низким (0.2 м) гривам, было заложено 6 трансектов с непрерывным расположением площадок по 0.1 м^2.

На втором участке, в прирусловой высокой пойме р. Мсты (в 15 м от русла), такие же площадки закладывались группами по 4 в шахматном порядке, равномерно на площади 110 м^2. Разница высот в пределах участка достигала 1.2 м.

Растительность и среда участков характеризовались по следующим показателям: растительность — по проективному покрытию видов, массе отдельных видов и их групп и корневой насыщенности (массе корней в объеме 125 см^3) на глубинах 0—5, 5—10 и 10—15 см.

среда — по мощности аллювия и дернового горизонта, содержанию доступного азота (по Тюрину и Кононовой), доступного фосфора (калориметрированием на ФЭКе уксуснокислой вытяжки), калия (пламенной фотометрией), органического вещества (сжиганием в муфеле) и величине pH_{KCl}; производилась нивелировка участков.

В результате получен материал следующего объема: по первому участку — 360 описаний растительности пробных квадратов, 120 укосов, 420 проб корневой насыщенности, данные агрохимических анализов 120 почвенных образцов; по второму участку — 220 описаний пробных квадратов, 125 укосов, 200 проб корневой насыщенности.

Уже первоначальная оценка полученных данных показала заметное варьирование факторов среды. Так, в пределах первого участка содержание легко гидролизуемого азота менялось от 2 до 6 мг/100 г почвы, доступного фосфора — от 1 до 16, калия — от 1.5 до 5.5 мг/100 г почвы; мощность аллювия, определявшаяся путем протыкания рыхлого наилка линейкой до соприкосновения ее с поверхностью дернины (в пяти точках на каждой площадке), колебалась от 1 до 5 см (рис. 1). Естественно, на участках наблюдалась и неоднородность, мозаичность растительного покрова как следствие неравномерности размещения отдельных видов (именно на этот признак мы ориентировались при выборе участков).

К решению поставленной задачи — выяснению степени обусловленности мозаики средой — можно подойти двумя путями, но оба они предполагают изучение связи между встречаемостью и количеством видов и факторами среды. С одной стороны, известно (в частности, на это прямо указывает Грейг-Смит, 1967), что если распределение видов контролируется одним или немногими факторами, то между видами возникают сопряженности. Следовательно, обнаружив наличие межвидовых сопряженностей, мы можем предположить существование фактора, более других обусловливающего наблюдаемое строение растительности, и затем, сравнив размещение сопряженных видов с размещением разных градаций факторов, выявить ведущий. С другой стороны, можно рассмотреть изменение встречаемости и роли видов по градиенту разных факторов и, таким образом, выявить факторы, наиболее сильно сказывающиеся на характере растительности. Вероятнее всего, такими окажутся факторы с наибольшей амплитудой варьирования.

Мы начали анализ с вычисления сопряженностей между 15 видами, размещение которых на первом участке казалось неслучайным. Сопряженность присутствия—отсутствия по таблице 2×2 определялась по формулам Коула (Cole, 1949), так как встречаемость выбранных видов сильно различалась. Обнаруженные достоверные положительные сопряженности показаны на рис. 2 (два вида оказались не связанными с остальными). Немногочисленность достоверных связей объясняется сравнительно узкой амплитудой среды в пределах участка, благодаря чему ряд видов достигал 70—80-процентной встречаемости. Тем не менее связи между видами есть и даже (если учесть отрицательные сопряженности) можно наметить по крайней мере 2 группы видов: ядро первой образуют *Convallaria majalis* L., *Festuca rubra* L. и *Galium boreale* L.; второй — *Bromus inermis* Leyss., *Vicia cracca* L., *Agropyron repens* (L.) P. B., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. Так как первые три вида четко концентрируются в той части участка, где отложение наилков минимальное (рис. 1), правомерно допустить, что распределение видов на участке контролируется главным образом мощностью аллювия.

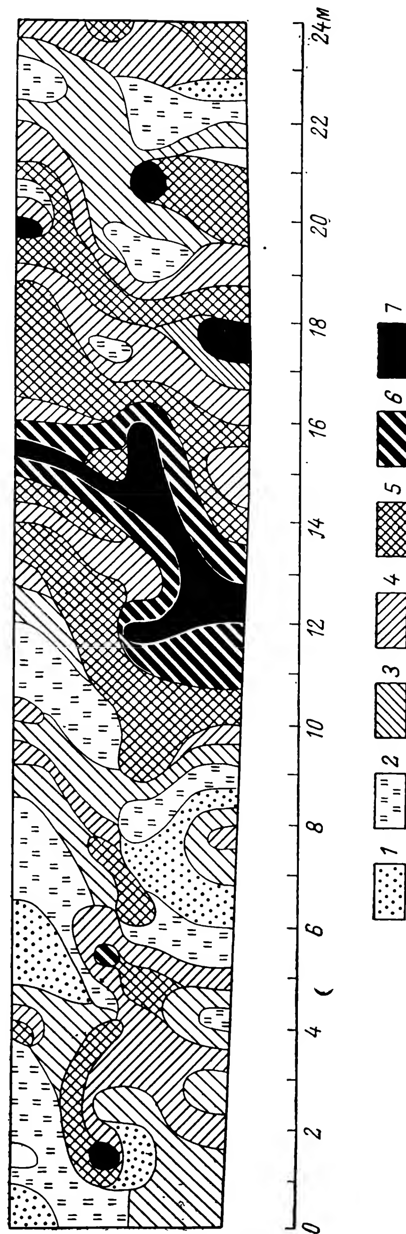


Рис. 1. Картограмма распределения наилков на участке I (прирусловая пойма среднего течения р. Луги).

Мощность наилка: *1* — 1.0—1.5 см; *2* — 2.0 см; *3* — 2.5 см; *4* — 3.0 см; *5* — 3.5 см; *6* — 4.0 см; *7* — 4.5—5.0 см.

Это допущение было проверено. Прежде всего оценивалась зависимость встречаемости сопряженных видов от мощности аллювия. С целью увеличения индикаторной роли встречаемости для видов, зарегистрированных почти во всех образцах, учитывались только те случаи, когда их проективное покрытие превышало 20%. Степень связи определялась вначале с помощью двух методов — сопряженности 2×n, по Кендэлу и Чупрову (Юл и Кендэл, 1960), и дисперсионного анализа по качественным признакам (Плохинский, 1961). Однако величины, полученные этими методами, оказались весьма близкими (так, например, сопряженность присутствия ландыша с мощностью наилка равна по коэффициенту Кендэла 0.33, по результатам дисперсионного анализа $\eta^2 = 0.12$ и, соответственно $\eta = 0.35$), в то же время трудоемкость дисперсионного анализа значительно меньше, поэтому в дальнейшем мы применяли только последний.

После проведения расчетов выявилось, что, во-первых, встречаемость многих видов из числа изученных действительно, как мы и предполагали, достоверно связана с мощностью наилка; во-вторых, по отношению к этому фактору можно выделить 4 группы видов: 1) виды, положительно реагирующие на увеличение аллювия (максимальная встречаемость при

наибольшем наилке 4—5 см) — *Agropyron repens*, *Vicia cracca*, *Deschampsia caespitosa*; 2) виды, положительно реагирующие на увеличение аллювия до средних значений и отрицательно — на дальнейшее увеличение (максимум встречаемости при наилке в 3—3.5 см) — *Geranium pratense* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Bromus inermis*; 3) виды, не меняющие существенно встречаемость при увеличении аллювия, — *Equisetum arvense* L., *Veronica longifolia* L., *Heracleum sibiricum* L., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh.; 4) виды, отрицательно реагирующие на аллювий, — *Convallaria majalis*, *Festuca rubra*, *Galium boreale* (рис. 3).

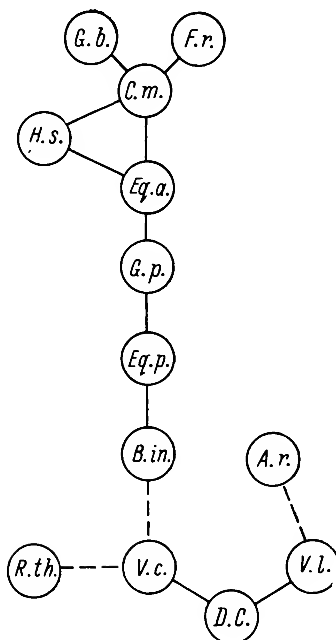


Рис. 2. Граф сопряженностей между видами на участке I (пойма р. Луги).

G. b. — *Galium boreale*; *F. r.* — *Festuca rubra*; *C. m.* — *Convallaria majalis*; *H. s.* — *Heracleum sibiricum*; *Eq. a.* — *Equisetum arvense*; *G. p.* — *Geranium pratense*; *Eq. p.* — *Equisetum pratense*; *B. in.* — *Bromus inermis*; *V. c.* — *Vicia cracca*; *R. th.* — *Rumex thyrsiflorus*; *D. c.* — *Deschampsia caespitosa*; *V. l.* — *Veronica longifolia*; *A. r.* — *Agropyron repens*. Сопряженности, достоверные при P=0.05, обозначены сплошными линиями, достоверные при P=0.10 — пунктиром.

Однако факт присутствия вида не может дать исчерпывающую информацию о его отношении к фактору среды: если один вид при какой-то

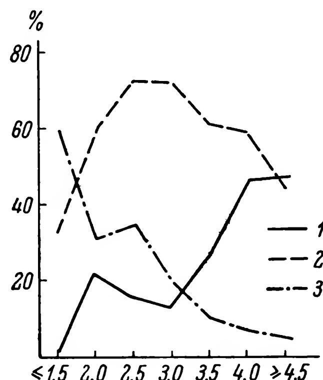


Рис. 3. Зависимость встречаемости некоторых видов от мощности наилка.

1 — *Deschampsia caespitosa*; 2 — *Geranium pratense*; 3 — *Convallaria majalis*. *По оси абсцисс* — мощность наилка (в см); *по оси ординат* — встречаемость (в %).

градации ограничивающего фактора встречается часто, но очень малообилен, а встречаемость другого невелика, но обилие в каждом случае высокое, то вполне вероятно, что второй более вынослив к действию фактора, чем можно заключить из анализа их встречаемости.

Переходя к обсуждению результатов использования количественных показателей, необходимо отметить следующее. Развитие любого растения, существующего в ценозе, зависит не только от параметров факторов среды, но и от конкурентных отношений с соседями, от биологических особенностей самого растения и т. д. В итоге чаще всего растения не достигают той степени обилия, которая возможна в данных условиях среды. Чтобы определить эти потенциальные возможности видов, мы воспользовались методом вычисления корреляционного отношения по нескольким (двум-трем) наибольшим значениям количества вида в каждой градации фактора. Этот метод применяется в настоящее время в Петергофском Биологическом институте В. С. Ипатовым (данные об этом методе еще не опубликованы). Как правило, кривые зависимости количества вида от какого-либо фактора, построенные по максимумам, имеют такую же форму, как и кривые, соответствующие средним из всех значений, но амплитуда их гораздо шире, т. е. закономерности хода кривых при использовании

максимумов сохраняются, но выступают значительно ярче (рис. 4). Заметим, что далеко не во всех случаях корреляционные отношения, вычисленные по максимальным значениям, оказываются достоверными —

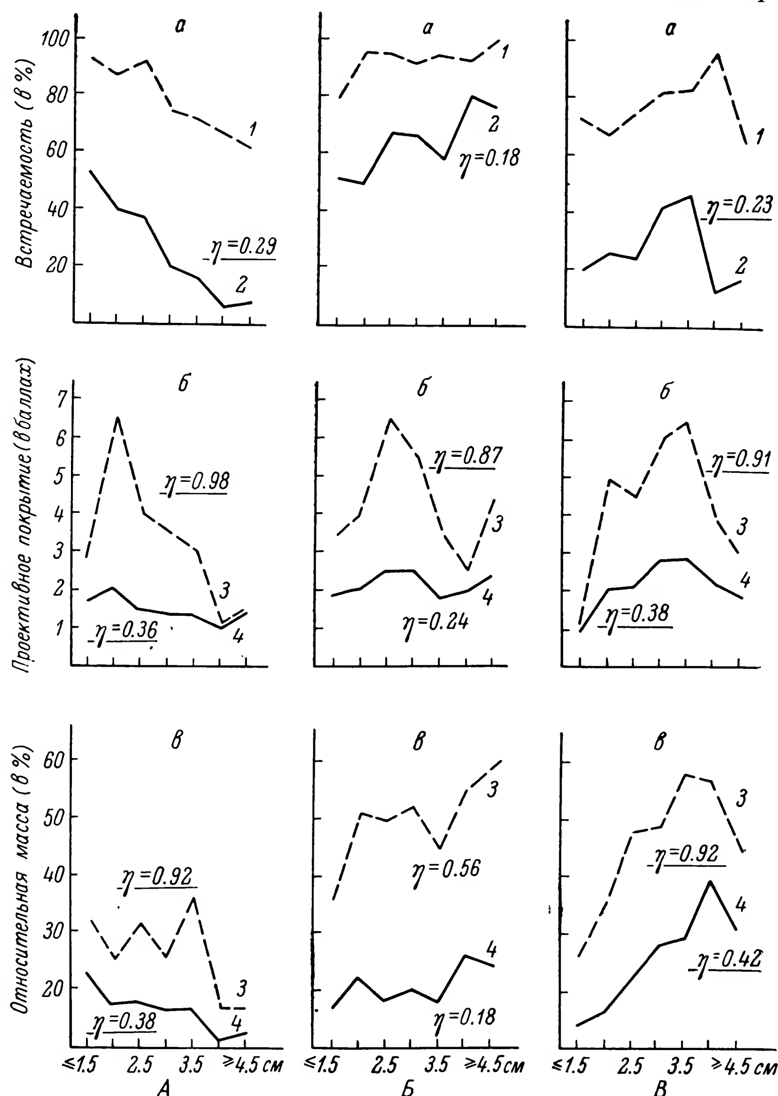


Рис. 4. Зависимость встречаемости, проективного покрытия и относительной массы некоторых видов от мощности наилка.

А — *Festuca rubra*; *Б* — *Rumex thyrsiflorus*; *В* — *Bromus inermis*. *а* — зависимость встречаемости от мощности наилка; *б* — зависимость проективного покрытия от мощности наилка; *в* — зависимость относительной массы от мощности наилка. *1* — кривые полной встречаемости; *2* — кривые встречаемости при покрытии, большем 20%; *3* — кривые покрытия и массы, построенные по двум максимальным значениям; *4* — кривые покрытия и массы, построенные по средним из всех значений. *Подчеркнуты* достоверные корреляционные отношения. *По осям абсцисс* — мощность наилка (в см).

очень слабые связи недостоверны при любом способе расчета (как в случае с *Rumex thyrsiflorus*).

Определяя зависимости видов от мощности аллювия, мы применяли два показателя количества их — проективное покрытие и относительную массу. Использование проективного покрытия дало величины связи несколько большие, чем при качественном анализе (связь оценивалась с помощью корреляционного отношения), но характер кривых, как видно на рис. 4, не изменился. Иной характер имеют кривые зависимости от аллювия относительной (или удельной) массы видов, т. е. массы, выраженной в процентах от общей массы на площадке. Это и понятно. Слой наилка

толщиной в 4—5 см препятствует росту всех видов; и проективное покрытие, и общая масса на площадках с таким наилком меньше, чем на прочих. Но наиболее выносливые к этому фактору виды угнетаются в меньшей степени, что и отражают относительные величины. Так, например, только кривая изменения относительной массы *Bromus inermis* и *Agropyron repens* показала, что эти виды играют наибольшую роль в травостое при мощности аллювия в 4 см, а не 3.0—3.5, как можно было заключить по кривым встречаемости и проективного покрытия, выраженного в абсолютных величинах.

В результате сравнение рассмотренных видов по характеру и степени связи с мощностью наилка позволило разместить их по убыванию аллювиофильности в следующем порядке: *Bromus inermis* и *Agropyron repens*, *Rumex thyrsiflorus*, *Heracleum sibiricum*, *Equisetum arvense*, *Geranium pratense*, *Galium boreale*, *Festuca rubra*, *Convallaria majalis*. Некоторое отличие этого порядка от установленного по таблицам Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) — в частности, *Rumex thyrsiflorus* должен был бы стоять после *Festuca rubra* — объясняется и ограниченностью территории, на которой собирался материал, и влиянием на распределение видов других факторов, в частности увлажнения (обнаружена слабая, но значимая отрицательная связь между мощностью аллювия и относительной высотой площадки).

Таким же образом (и по тем же показателям — качественным и количественным) исследовалась зависимость видов от элементов питания — азота, фосфора и калия (предварительно было установлено, что содержание этих элементов не коррелирует между собой и с мощностью наилка). Оказалось, что: 1) встречаемость всех видов, в том числе и встречаемость при покрытии, большем 20%, не меняется с изменением количества азота и калия в почве; обнаружена только положительная связь встречаемости генеративных экземпляров *Achillea millefolium* L. с содержанием фосфора; 2) относительная масса большинства видов достоверно не скоррелирована с содержанием элементов питания; выявлена положительная связь массы крупных злаков (костра и пырея) с фосфором, а по двум максимальным значениям — отрицательная связь этих же видов и щавеля пирамидальноцветного с доступным азотом.

Итак, распределение видов и их роль на изученном участке в прирусловой пойме р. Луги определяется в основном одним фактором —мощностью аллювия, в меньшей степени — увлажнением (хотя амплитуда увлажнения узка, оно действует параллельно с аллювиальностью). Роль различий в содержании элементов питания невелика.

Справедливость такого заключения может быть подвергнута сомнению из-за того, что при агрохимических анализах почв мы определяли содержание доступных форм азота, фосфора и калия, а не валовое их количество. Однако если в отношении фосфора и калия эти сомнения в какой-то мере обоснованы, то с азотом дело обстоит иначе. Вычисленные нами, по данным Л. И. Кораблевой (1969), коэффициенты корреляции между содержанием легко гидролизуемого азота и общим азотом в пойменных почвах, оказались весьма высокими и достоверными (от +0.63 до +0.86, $P=0.01$) в подавляющем большинстве случаев, в том числе и в почвах, аналогичных исследованным в пойме р. Луги.

Исследование второго участка (в пойме р. Мсты) привело к сходным выводам о преобладающем влиянии на растительный покров одного-двух факторов. Различие состоит лишь в том, что благодаря довольно широкой амплитуде увлажнения на этом участке (напомним, перепад высот здесь в 6 раз больше — 1.2 м) роль этого фактора оказалась ведущей, а аллювиальность отступила на второй план. Вот несколько примеров. При разбивке участка на 3 градации увлажнения—аллювиальности (первая — максимальное увлажнение и аллювиальность, третья — оба фактора в минимуме) качественный дисперсионный анализ показал, что в 40% случаев эти факторы контролируют присутствие *Lysimachia nummularia* L., в 20% случаев — присутствие *Alopecurus pratensis* L. и *Glechoma hederacea* L., в 16% — присутствие *Bromus inermis*. В узкой амплитуде

аллювиальности (наилок 2—3 см) при более дробном делении по увлажнению (высоте) в 28% случаев покрытие *Bromus inermis* определяется увлажнением.

Установив описанные закономерности, мы перешли ко второму этапу работы — выделению на участках элементов мозаики — пятен, однородных по растительности (флоре и преобладающим видам) — с целью сравнения средних значений факторов среды в этих элементах.

Задача выделения однородных пятен сводилась по существу к классификации площадок. Поскольку выяснилось, какие именно экологические особенности видов являются причиной обнаруженных межвидовых сопряженностей, стало возможным более точное выделение групп видов, присутствие которых индицирует определенный, экологически обусловленный тип пятна. Этими индикаторами могут служить *Festuca rubra*, *Convallaria majalis*, *Galium boreale* — первая группа; *Geranium pratense*, *Equisetum pratense* — вторая группа; *Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Vicia cracca*, *Deschampsia caespitosa* — третья группа. Чтобы учесть при выделении пятен и показатели роли видов (это позволило бы обоснованно провести более детальное деление) были вычислены корреляционные отношения наиболее обильных видов по покрытию и относительной массе. Обнаружились четкие отрицательные связи между крупными злаками (*Bromus inermis*, *Agropyron repens*) и *Festuca rubra* ($\eta=0.40$) и между крупными злаками и *Galium boreale* ($\eta=0.44$); красная овсяница (*1*) и подмаренник (*2*) показали криволинейную зависимость, приближающуюся к положительной ($\eta_{21}=0.37$); во всех случаях отрицательное влияние на другие виды оказывал *Rumex thyrsiflorus*. Не вдаваясь в подробности (вопросы биологической интерпретации данных, полученных нами при исследовании корреляций видов по количественным показателям могли бы послужить темой специального сообщения), укажем только, что сопоставление межвидовых сопряженностей по присутствию—отсутствию и корреляций по количеству привело к выделению пятен четырех типов. Взаимное расположение этих пятен показано на рис. 5. Это: 1) пятно с преобладанием *Festuca rubra* и *Galium boreale* и постоянством *Convallaria majalis*;

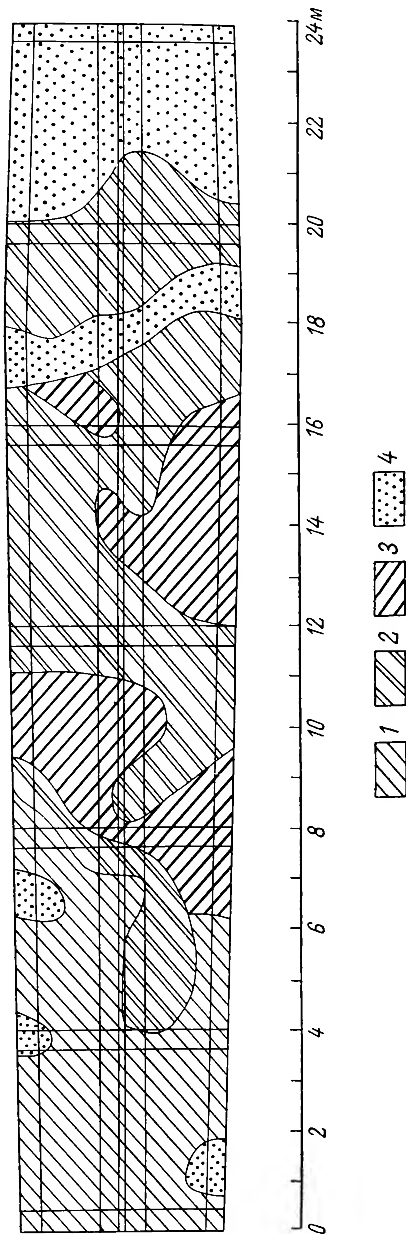


Рис. 5. Размещение однородных по растительности пятен на участке I (пойма р. Луги).

1 — пятна с преобладанием *Festuca rubra* и *Galium boreale* и участием *Convallaria majalis*; *2* — пятна с преобладанием *Bromus inermis* и *Agropyron repens*; *3* — пятна с преобладанием *Rumex thyrsiflorus* и участием *Bromus inermis* и *Agropyron repens*; *4* — пятна с преобладанием разнотравья (*Geranium pratense*, *Equisetum pratense*, *Heracleum sibiricum*) и участием *Festuca rubra*, *Bromus inermis* и *Agropyron repens*.

2) пятна с преобладанием *Bromus inermis* и *Agropyron repens*; 3) пятна с преобладанием *Rumex thyrsiflorus* и умеренной ролью корневищных злаков и 4) пятна с преобладанием разнотравья (*Geranium pratense*, *Equisetum pratense*, *Heracleum sibiricum*) и совместным участием *Festuca rubra* и корневищных злаков. Как видно на рисунке, размеры пятен варьируют от 0.3—0.4 до нескольких квадратных метров. Следует отметить, что по общей величине и характеру распределения корневой массы по глубине между первым, вторым и четвертым пятнами существует достоверная разница.

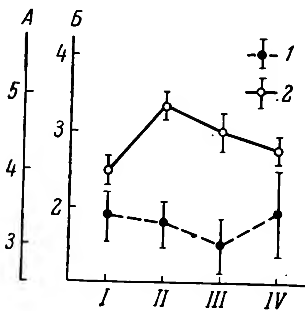


Рис. 6. Средние величины некоторых факторов в разных пятнах растительности (пойма р. Луги).

1 — средние содержания легко гидролизуемого азота в почвах разных пятен и их доверительные интервалы; 2 — средние мощности наилка и их доверительные интервалы. *По оси абсцисс* — номера пятен растительности (как на рис. 5); *по осям ординат*: *А* — содержание легко гидролизуемого азота (в мг на 100 г почвы), *Б* — мощность наилка (в см).

Подсчет средних значений изученных факторов среды в каждом пятне и оценка достоверности различий полученных средних показали, что содержание основных элементов питания существенно не различается, находясь примерно на одном уровне во всех пятнах. В то же время мощность наилка в каждом пятне имеет величину, достоверно отличающуюся от остальных (рис. 6).

Оценивая полученные результаты, можно сделать следующий вывод: если в пределах исследуемого участка может быть вычленен фактор среды, амплитуда изменений которого шире, чем амплитуда других факторов, причем крайние значения его оказываются неблагоприятными для растений (переувлажнение, сухость, мощный наилок, повышенная или недостаточная кислотность почвы или резкий недостаток питания), то именно этот фактор будет определять мозаику растительности как мелкого, так и среднего масштаба.

Конечно, данное сообщение является сугубо предварительным, но мы надеемся в дальнейшем более подробно осветить разные аспекты этого исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Грейг-Смит П. (1967). Количественная экология растений. — Кораблева Л. И. (1969). Плодородие, агрохимические свойства и удобрение пойменных почв нечерноземной зоны. — Лавренко Е. М. (1951). О мозаичности растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караганы. В сб.: Вопросы географии, 24. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 8. — Плохинский Н. А. (1961). Биометрия. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В сб.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Юл Дж. Э. и М. Дж. Кендэл. (1960). Теория статистики. — Ярошенко П. Д. (1931). Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР. — Ярошенко П. Д. (1958). К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. журн., 43, 3. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Cole L. C. (1949). The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4. — Kershaw K. A. (1963). Pattern in vegetation and its causality. Ecology, 44, 2. — Kershaw K. A. (1964). Quantitative and dynamic ecology.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 15 X 1969).

SUMMARY

The article comprises the results of the investigations on the conformity of the vegetation- and environment-pattern in flood-plain meadows. The size of the sample areas was 100—150 m². The conclusions are based on 580 vegetation and soil samples, the quadrats being 1 m². Statistical methods were used for the treatment of the data obtained. The mosaic pattern of the vegetation in the sample areas was shown to be determined mainly by a single factor characterized by a wide range of variation.

УДК 581.9 : 56 (118.15) : 582.717.4 (571.1)

М. Г. Горбунов

ОБ ОСТАТКАХ РОДА *HYDRANGEA* ВО ФЛОРЕ КОМПАССКИЙ БОР НА РЕКЕ ТЫМ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

С 2 рисунками и 2 таблицами рисунков

M. G. GORBUNOV. ON THE FOSSIL REMAINS OF THE REPRESENTATIVES OF THE GENUS *HYDRANGEA* IN THE FLORA OF THE LOCALITY COMPASSKIY BOR ON THE RIVER TYM (WEST SIBERIA)

Третичные континентальные отложения Западно-Сибирской низменности, представленные толщами рыхлых песков, слоями пластичных глин и суглинков, линзами и прослоями бурого угля, содержат большое количество остатков растений в виде пыльцы, лигнитизированных плодов и семян, древесин и, реже, отпечатков листьев. Обычно они имеют хорошую сохранность, позволяющую производить довольно точные ботанические определения. Третичной флоре низменности присущи определенные черты своеобразия, особенно в отношении ее видового состава, во многих случаях это остатки растений, до сих пор неизвестные в других областях земного шара. Их нахождение в центральной части Северной Азии представляет большой ботанический и палеогеографический интерес.

Листья и бесплодные цветки *Hydrangea* найдены нами в пластичной глине в обнажении Белый Яр, расположенном в ур. Компасский Бор на правом берегу р. Тым, в ее среднем течении. Урочище представляет собой речную террасу высотой 9.5—15 м над уровнем реки. Оно находится примерно в 75 км по прямой линии вверх по реке от пос. Напас и в 10 км по прямой линии вниз по реке от юрт Пыль-Карамо. На старых картах урочище можно найти непосредственно ниже юрт Малый Компас, которые как населенный пункт не существовали уже в 1946 г.

Третичные отложения в урочище слагают цоколь речной террасы. Темно-серая плотная глина с растениями выступает в береговом обрыве Белого Яра в виде линзы длиной 160 м и с наибольшей мощностью в ее средней части 6.2 м. Это отложения небольшого озера типа речной старицы (рис. 1). Большое количество листьев, остатков пыльцы и спор, лигнитизированных плодов и семян, а также диатомовых водорослей, находящихся в озерной глине, составляют ископаемую флору Компасский Бор.

Линза с флорой залегает в слое рыхлого, глинистого (пылеватого), кварцево-полевошпатового песка, с прослоями растительного детрита, содержащего массу лигнитизированных плодов и семян, а также обломки стволов древесины. Мощность слоя песка изменяется от 15 см до 4.5 м. Песок на уровне реки подстилается третичным углисто-глинистым конгломератом, состоящим из плит бурого угля, глыб и галек третичных пластичных глин бурого, серого и зеленовато-серого цвета и редких глыб зеленовато-серого глинистого, тонкослоистого алеврита и обломков стволов лигнитизированной древесины. Мощность слоя глинистого конгломерата равна 0.6—0.8 м, но против нижнего конца линзы озерных глин доходит до 4.5 м. Под третичным конгломератом, по данным скважины № 1, залегает толща мелко- и тонкозернистых, пылеватых, в отдельных прослоях

каолинизированных песков, мощностью около 66 м. В особенно низкую воду, как это было в 1964 г., эта толща выходит из-под уровня реки до наибольшей высоты около 1 м и обнажается в промоинах на бечевнике у подножия берегового обрыва с линзой озерных глин. На глубине 65 м

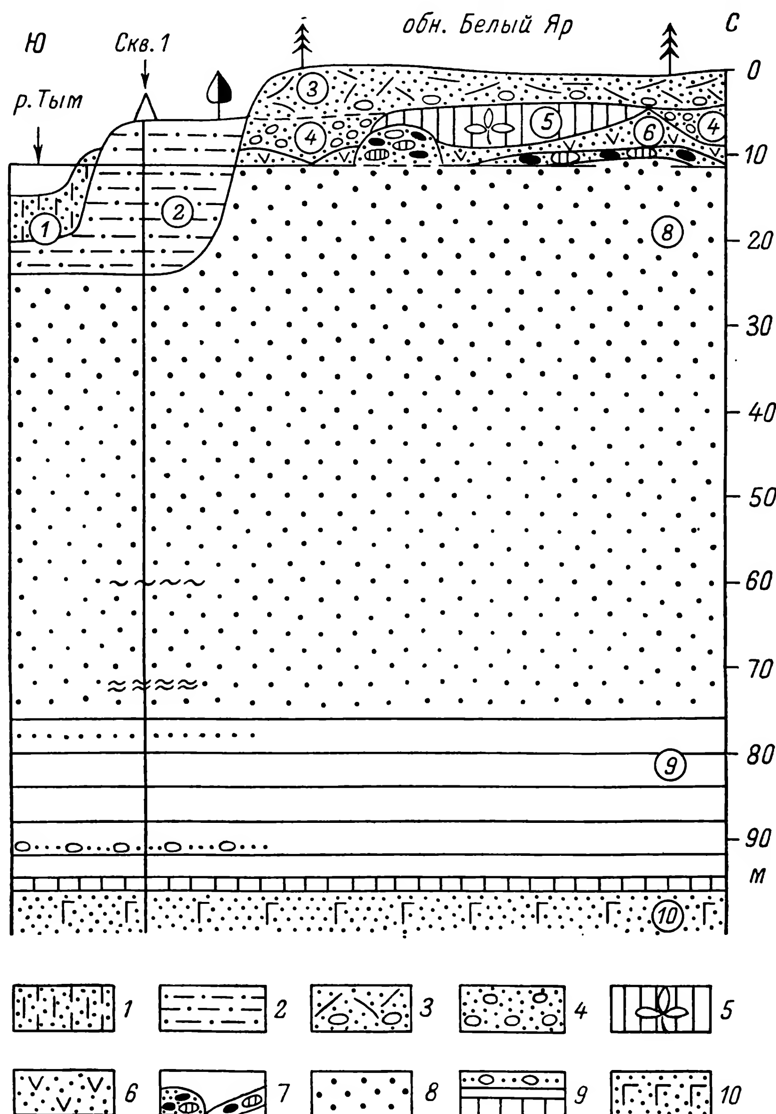


Рис. 1. Схема геологического строения ур. Компасский Бор на р. Тым.

1 — современные русловые отложения (Q_4); *2* — пойменные отложения р. Тым (Q_4); *3* — террасовые пески (Q_3); *4* — пески речные с кремнистой галькой и глинистыми окатышами (Q_{1-2}); *5* — линза озерных глин с растениями (N_1); *6* — пески с растительным детритом (N_1); *7* — слой углисто-глинистого конгломерата (N_1); *8* — толща континентальных песков — подконгломератовые отложения $\left(P_{g_3}^{2-3}\right)$; *9* — морские глины $\left(P_{g_3}^{1}\right)$; *10* — пески светло-серые, слабо каолинизированные, вероятно мелового возраста.

ниже уровня реки пески налегают на толщу морских глин, относимых к нижнему олигоцену. Перекрывается озерная глина с растениями только слоем террасового четвертичного песка. Его мощность непосредственно над линзой равна 3.3—4.0 м. Соотношение описываемых слоев и толщ представлено на схематическом геологическом разрезе (рис. 1).[1] Подроб-

[1] Следует иметь в виду, что на этом схематическом разрезе выдержан только вертикальный масштаб, горизонтальный масштаб не соблюден и потому все расстояния на рисунке искажены.

ное описание геологического строения всего ур. Компасский Бор опубликовано М. Г. Горбуновым (1962).

Линзу озерных глин с растениями и подстилающие отложения, включая слой углисто-глинистого конгломерата, мы относим к нижнему миоцену. Толща песков, залегающая под конгломератом, ниже уровня реки, датируется нами в широких пределах — от верхнего до среднего олигоцена, так как изучена она очень слабо.

Первая находка листьев *Hydrangea* была сделана мной в 1946 г., бóльшая часть их собрана в 1952 г., в 1964 г. были найдены цветки. Несколько хороших образцов листьев обнаружил в 1949 г. геолог В. А. Николаев. Всего имеется 10 образцов листьев и 2 образца бесплодных цветков (всего 14 штуфов, включая противоотпечатки). Все они хранятся в Палеонтологическом музее Томского университета.

Описание материала

SAXIFRAGACEAE

По мнению ряда исследователей (Заиконникова, 1964), род *Hydrangea* входит в особое сем. *Hydrangeaceae* Dum.

HYDRANGEA L.

По Мак-Клинток (McClintock, 1957), род насчитывает 23 вида, из которых 11 видов (sect. *Hydrangea*) являются листопадными и 12 видов (sect. *Cornidia*) имеют вечнозеленые листья. Это кустарники, иногда вьющиеся, редко деревья, распространенные в районах с субтропическим и тепло-умеренным климатом в Северной Америке и Восточной Азии, а также в ряде областей тропической зоны в обоих полушариях (рис. 2). Из-за красивых цветков некоторые виды и формы гортензии широко культивируются в садах и парках в областях с более теплым климатом, в оранжереях и как комнатное растение. В ископаемом состоянии род известен с эоцена до плиоцена.

Hydrangea diversifolia Gorbunov sp. n.

Табл. I, *1—4;* табл. II, *1—5*

Голотип. Отпечаток листа на образце № 2 (табл. I, *1*, *1a*) из коллекции М. Г. Горбунова (сборы 1952 г.).

Исследованные образцы. Листья: обр. 1 (1946 г.); обр. 2—6, 6а (1952 г.); обр. 7 (1964 г.); обр. 8—10 (сборы В. А. Николаева, 1949 г.).

Цветки: обр. 11, 12, 12а (1964 г.).

Диагноз. Листья широкояйцевидной, округлой, овальной, поперечноовальной, изредка обратнояйцевидной формы, с округленным основанием, лопастные, реже цельные; лопасти разной величины, широкотреугольные, со слабо закругленными сторонами, с тонким и длинным острием на конце; краевые зубчики маленькие, редкие, удлиненно-оттянутые, узкотреугольной или сосочковидной формы; базальные жилки отходят несколько выше основания, реже из основания листа и оканчиваются в нижних лопастях или больших зубцах; боковые жилки редкие, проходят в вершины дополнительных лопастей или соединяются у края листа друг с другом. Бесплодные цветки из 4 толстых чашелистиков на тонкой, длинной цветоножке; верхушка чашелистиков округлая, основание ширококлиновидное; центральная жилка толстая, другие жилки, выходящие из основания с обеих сторон от центральной, тонкие, прямые, при разветвлении образуют узкие и длинные ячейки.

Описание. Листья, объединенные здесь одним видовым названием *H. diversifolia*, довольно разнообразны по своей форме, величине, очертанию лопастей и их расположению по краю листа. С первого взгляда даже кажется, что они происходят от разных родов. Но внимательное изучение показывает, что листья обладают несколькими признаками, которые устойчиво сохраняются на всех образцах, что и позволило отнести их к одному роду. Такими признаками являются: особенности краевой зубчатости, форма, расположение и особенно окончание лопастей, а также прохождение базальных и боковых жилок и некоторые другие детали жилкования.

Для лопастей и больших зубцов характерно плавное сужение к верхушке и переход их на конце в сильно оттянутое, тонкое, шиловидное острие (табл. I, *1а*).

Краевые зубчики маленькие, относительно редкие, несколько неодинаковые в разных частях листа. Большинство их, особенно находящиеся ближе к верхушке листа и окончанию лопастей, узкотреугольные или почти цилиндрические, оттянутые и слегка согнутые вперед. Ближе к основанию листа они более широкотреугольные, с кончиком, более прижатым к краю листа, и имеют вид зарубок. Совсем редко встречаются сосочковидно оттянутые зубчики, отходящие от края листа под прямым углом. Довольно часто кончики зубчиков на отпечатках обрываются. Такие зубчики кажутся широкотреугольными и низкими. Определение этого вида по отпечаткам с поврежденными или с нетипично выраженными зубчиками и кончиками лопастей становится неуверенным. В нашей коллекции из Белого Яра имеется несколько таких образцов.

Базальные жилки у большинства листьев выходят выше основания, реже из основания листа и оканчиваются в вершинах лопастей. Ниже базальных жилок отходит под прямыми углами только одна пара обычно слабых и коротких жилок. Боковые жилки также проходят в вершины дополнительных лопастей, в крупные зубцы или соединяются у края, образуя широкие и пологие дуги. Базальные и боковые жилки в большинстве относительно прямые или только немного изогнуты вверх. Третичные жилки прямые или слегка извилистые, отходят от боковых и базальных жилок под прямыми или очень тупыми углами. В середине полей они соединяются друг с другом поперечными анастомозами, реже проходят через все поле. Образуемые ими ячейки широкие и удлиненные, прямоугольные или несколько скошенные, разделены сетью тонких жилочек на довольно крупные угловатые ячейки. В лопастях жилки третьего порядка соединяются друг с другом у края листа, образуя широкие и пологие дужки.

Большое разнообразие формы листьев может вызвать предположение о происхождении их от двух или более самостоятельных видов. С нашей точки зрения, мало вероятно, чтобы по берегам ничтожного по площади долинного озера существовало несколько видов *Hydrangea* с лопастными листьями; убежденные в этом, мы относим их к одному виду. При достаточном количестве полностью сохранившихся отпечатков листьев, которыми мы в настоящее время не располагаем, возможно будет рационально выделить в пределах вида отдельные разновидности.

Более полное представление об изменчивости признаков листьев дает рассмотрение отдельных отпечатков. Переходим к их описанию.

Лист на фиг. *1*, табл. I является типом вида. Он имеет широкояйцевидную форму и разделен на 3 главные лопасти. У более широкой средней лопасти слева находятся 2 и справа 1 дополнительные лопасти, имеющие вид больших зубцов. Нижние главные лопасти отделяются несколько выше середины листа, вершины их направлены в стороны и вверх. Лопасти широкотреугольной формы, постепенно суженные к верхушке. Они заканчиваются сильно оттянутым, длинным, шиловидным острием, острия особенно хорошо сохранились на левой стороне листа. На фиг. *1а*, табл. I кончик нижней левой лопасти представлен в увеличенном виде. Такое окончание лопастей является одним из характерных признаков листьев данного вида. Основание листа повреждено, но, вероятно, оно было округленным и слегка выемчатым.

Краевые зубчики сохранились только на отдельных участках. Они сравнительно редкие, находятся на расстоянии 2—3 мм друг от друга и в зависимости от местоположения на крае листа имеют неодинаковую форму. Вблизи верхушки листа они довольно сильно оттянуты, кажутся слегка утолщенными и несколько направлены вверх. У зубчиков, находящихся ближе к основанию листа, наружная сторона сливается с краем листа, кончики более прижатые и направлены вверх. Такие зубчики имеют вид засечек. Здесь же встречаются отдельные зубчики, резко отграниченные от края листа и перпендикулярные к нему.

Судя по высокому положению нижней части базальных жилок, проходящих в вершины главных боковых лопастей, они отходили от центральной жилки выше основания листа. Боковые жилки, отходящие выше базальных, широко расставленные, оканчиваются в вершинах дополнительных лопастей центральной лопасти или близко подходят к краю листа, круто здесь изгибаются вверх и соединяются друг с другом. Отходящие от наружной стороны базальных жилок боковые жилки также круто изгибаются у самого края основания листа и соединяются между собой. Короткие веточки, отходящие от наружной стороны соединительных дужек, образуют более мелкие ячейки или проходят в краевые зубчики. Жилки третьего порядка образуют с базальными и верхними боковыми жилками очень тупые или прямые углы. Они делят широкие поля между упомянутыми жилками на длинные, прямоугольные сегменты, в середине полей несколько выпуклые в сторону края листа. Сеть состоит из слабых, как бы травянистых, нервилл, образующих продолговатые петли. Лист покрыт обугленной, темно-серой с поверхности пленкой растительного вещества, вследствие чего детали жилкования просматриваются с трудом.

На фиг. *2*, табл. I изображен несколько несимметричный лист округлой формы, разделенный на 5 лопастей. Основание листа широкое, слегка округленное, на отпечатке немного смятое. Лопасти широкие, короткие, треугольной формы. Нижняя

сторона боковых лопастей более длинная и закругленная, верхняя более короткая, прямая или слегка вогнутая. Центральная лопасть более длинная и постепенно суженная. Кончики лопастей заканчиваются острием. Краевые зубчики у данного листа более прижатые и направлены вверх; у большинства их кончики не сохранились и на отпечатке зубчики кажутся более низкими и широкими, чем были в действительности. Базальные жилки, выходящие из основания листа, прямые и заканчиваются в вершинах нижних лопастей. Выше расположенные боковые жилки супротивные, почти прямые и также проходят в верхушки лопастей.

Другой лист, очень сходный по величине и форме с предыдущим, имеет только четыре лопасти (табл. II, *5*). К сожалению, на отпечатке у него сильно повреждено основание. Краевые зубчики сохранились лучше всего на центральной лопасти, узкотреугольные или почти сосочковидные, четко отделены от края листа и заметно согнуты вверх.

Фрагмент трехлопастного листа показан на фиг. *4*, табл. II. Средняя лопасть очень широкая и, вероятно, была длинной. Правая ее сторона более широкая и имеет закругление края, по-видимому связанное с нахождением здесь дополнительной лопасти. Левая сторона несколько у́же, с прямым краем, в середине ее находится маленький зубчик, в который проходит только короткая веточка, отходящая от боковой жилки. Нижние лопасти сравнительно небольшие, короткие, имеют вид больших зубцов. На конце правой лопасти полностью сохранилось длинное острие и по наружной стороне ее несколько вполне типичных краевых зубчиков (табл. II, *4а*). Базальные жилки отходят на 1—2 мм выше основания листа. Ниже их, у самого края листа, проходит еще по одной короткой и тонкой жилочке, вскоре соединяющихся с первой боковой веточкой, отходящей с нижней стороны от базальных жилок.

На всех только что описанных листьях и двух других фрагментах, не изображенных здесь, покрывающая их пленка или фитолейма из обугленного вещества листа имеет серовато-темную поверхность. Она затрудняет исследование тонких деталей жилкования.

Следующие листья, сохранившиеся целиком или в виде обрывков нижней половины листа, довольно сильно отличаются по форме листовой пластинки от вышеописанных образцов. Но по другим признакам они вполне сходны с ними и, как мы полагаем, все происходят от одного растения. Эти листья покрыты углисто-черной, еще более плотной фитолеймой, вследствие чего детали разветвления и прохождения у края даже некоторых боковых жилок здесь трудно различимы.

Полностью сохранившийся лист отличается от всех остальных отпечатков своей поперечно-овальной формой и широко закругленным основанием (табл. I, *3*). Ширина листа равна 8.2 см, высота — 6.5 см. Лист имеет 3 главные лопасти. Все 3 лопасти короткие, широкотреугольные, с округленными сторонами и находятся в верхней половине листа. Центральная лопасть заметно шире боковых, на обеих сторонах ее находится по 2—3 крупных зубца, в которых оканчиваются круто восходящие боковые жилки. На нижних боковых лопастях большие зубцы, представляющие собой как бы дополнительные лопасти (наиболее крупная из них находится на правой лопасти), располагаются на их нижней стороне, вблизи верхушки лопастей. В них также оканчиваются боковые жилки, отделяющиеся с нижней стороны от базальных жилок. Концы основных лопастей и больших зубцов оттянуты в тонкое и длинное острие. По краю основания листа, лопастей и больших зубцов располагаются маленькие, редкие, сосочковидно оттянутые или слегка треугольные зубчики. Большинство их четко отграничены от края листа и несколько склонены вперед. Начинаются они вблизи черешка, здесь очень мелкие, прижатые к краю листа. Базальные жилки круто восходящие и заметно изогнутые вверх, начинаются на высоте 3—4 мм от основания листа. Ниже их, из вершины черешка, почти под прямым углом к центральной жилке выходят короткие нижние жилки, проходящие почти параллельно краю основания листа и на значительном удалении от него. Они соединяются с первыми веточками, отходящими с нижней стороны от базальных жилок.

От двух листьев, имеющих особую форму листовой пластинки, еще неизвестную полностью, сохранились только их нижние половины. Для них характерно широкое и округлое основание, с круто восходящими базальными жилками, начинающимися на высоте 3—4 мм выше основания. У листа с уплощенным основанием и обрывком черешка длиной 2.3 см левая базальная жилка проходит в вершину первого снизу большого зубца. Редкие и мелкие краевые зубчики, начинающиеся на небольшом удалении от черешка, как и кончики больших зубцов, видимые с левой стороны у верхнего края изображенного здесь штуфа, имеют все признаки, свойственные листьям *H. diversifolia*. Это и позволило нам отнести описываемые фрагменты к данному виду (табл. II, *2*).

Менее всего похож на листья данного вида единственный отпечаток цельного листа (табл. II, *3*). Форма его обратнояйцевидная, основание тупо-клиновидное, верхушка широкая, закругленная, вероятно с коротким кончиком (на отпечатке он не сохранился). Длина листа была равна примерно 6 см, наибольшая ширина, находящаяся в середине листа, составляет 4.5 см. Вполне сохранившийся черешок, согнутый у основания под прямым углом, имеет длину около 3 см. Характерная форма и расположение краевых зубчиков, находящихся на расстоянии от 3 до 6 мм друг от друга, позволяют уверенно отнести данный лист к виду *H. diversifolia*. У основания листа зубчики маленькие, направлены вверх и имеют вид засечек. Выше по краю они становятся крупнее, приобретают треугольную форму и направлены под прямым углом от края листа. На верхушке листа они имеют вид широких и низких зубцов с острыми кончиками, иногда с дополнительными маленькими зубчиками по краю.

Боковые жилки очередные, вначале они проходят более или менее прямо, но при подходе к краю листа несколько изгибаются вверх. Жилки, находящиеся вблизи верхушки листа, сразу же по выходе из центральной круто поднимаются вверх. У нижних боковых жилок вблизи края, а у верхних — начиная с половины их длины, с нижней стороны, отходит от 1 до 3 редко расставленных, извилистых или несколько согнутых дополнительных веточек. Большинство боковых жилок и их ответвлений оканчиваются в краевых зубчиках и больших зубцах на верхушке листа. Только отдельные дополнительные веточки дуговидно соединяются друг с другом у края листа. Детали жилкования просматриваются с трудом, из-за плотной углисто-черной фитолеймы на поверхности отпечатка.

Бесплодные цветки, найденные мной впервые в 1964 г., окончательно подтвердили предположение, основанное на определении отпечатка листа (табл. I, *1*), о наличии рода *Hydrangea* в озерных глинах Компасского Бора.

Лучшую сохранность имеет образец, показанный на табл. II, *1*. На нем мы видим только 3 чашелистика, находящихся в боковом положении, и часть тонкой цветоножки длиной до 1.8 см. В месте прикрепления чашелистиков цветоножка заметно расширена. Форма чашелистиков обратнояйцевидная, с широкой правильно закругленной верхушкой и суженным основанием. Длина их равна 17 мм, наибольшая ширина 13 мм. У основания чашелистиков, вблизи места их прикрепления, видны округлые ямки — следы недоразвитой завязи. Левый чашелистик сильно смят и перекрыт средним чашелистиком, вследствие чего он кажется более узким, по сравнению с другими.

Посредине чашелистиков, от основания к верхушке, проходит сильная и хорошо видимая центральная жилка, от которой под острым углом на разных уровнях отходит несколько слабых, прямых и вильчато разветвленных жилок. Из основания чашелистиков, с обеих сторон от центральной жилки, выходит несколько тонких извилистых жилок. Эти жилки несколько раз вильчато разветвляются и затем снова соединяются, так что образуются узкие, сильно вытянутые в длину ячейки, с двумя острыми углами в местах разветвления и соединения жилок. Из-за толстой углистой корочки, покрывающей чашелистики, детали жилкования различимы с трудом и только при особых условиях освещения образца.

Другой образец (отпечаток с противоотпечатком) представляет собой цветок с 4 чашелистиками, распростертыми в горизонтальной плоскости. Он сохранился хуже, так как покрыт с поверхности бурой железистой пленкой, которая была счищена вокруг цветка (табл. I, *4*). Чашелистики расположены не вполне симметрично и имеют неодинаковую величину. Различия в величине чашелистиков отчасти связаны с их деформацией при захоронении.

Сравнение. Род *Hydrangea*, от которого в ископаемом состоянии сохраняются остатки листьев и цветков, известен с эоцена или палеоцена. Большинство ископаемых видов происходит из С. Америки (La Motte, 1952), 2 вида установлены из верхнемиоценовых отложений Шаньваня в Китае (Hu a. Chaney, 1940). Не принадлежит ли роду *Hydrangea* и цветок *Antholithes schanwangensis* Hu et Chaney (Hu a. Chaney, 1940 : 74, pl. 43, fig. 4) из тех же отложений?

В нашей стране несколько видов этого рода было установлено А. А. Колаковским (1954, 1957) по листьям из плиоцена Кавказа. Позднее соответствующие отпечатки были им переисследованы и отнесены к другим родам (Колаковский, 1964). Два обрывка листьев из миоцена у с. Александровки на р. Крынке (Украина) недавно были определены А. Н. Криштофовичем и Т. Н. Байковской (1965 : 75) как *Hydrangea* sp. Этот род несомненно существовал в третичном периоде и в Западной Европе, откуда его остатки описывались, по-видимому, под другими родовыми названиями, что отмечалось уже неоднократно (Hollick, 1936 : 122). Очень возможно, что цветки, названные Бергером *Monotes oeningensis* (Heer) Wld. (Berger, 1955 : 104, Abb. 155—158), также принадлежат *Hydrangea*.

Цветки *H. diversifolia* из Компасского Бора, если их рассматривать вне связи с листьями, сходны с цветками *H. californica* MacGinitie (MacGinitie, 1941 : 120, pl. 23, fig. 3) из эоцена штата Калифорния и особенно с *H. bendirei* (Ward) Knowlton из миоценовой флоры Масколл в США (Chaney a. Axelrod, 1959 : 180, pl. 36, fig. 7, 8) и могли бы быть отнесены к одному из этих видов. Но все известные мне ископаемые формы *Hydrangea*, в том числе и названные виды из США, для которых известны цветки и листья, имеют простые (цельные) листья. Таким образом, лопастные листья из озерных глин Компасского Бора и найденные вместе с ними цветки принадлежат новому ископаемому виду.

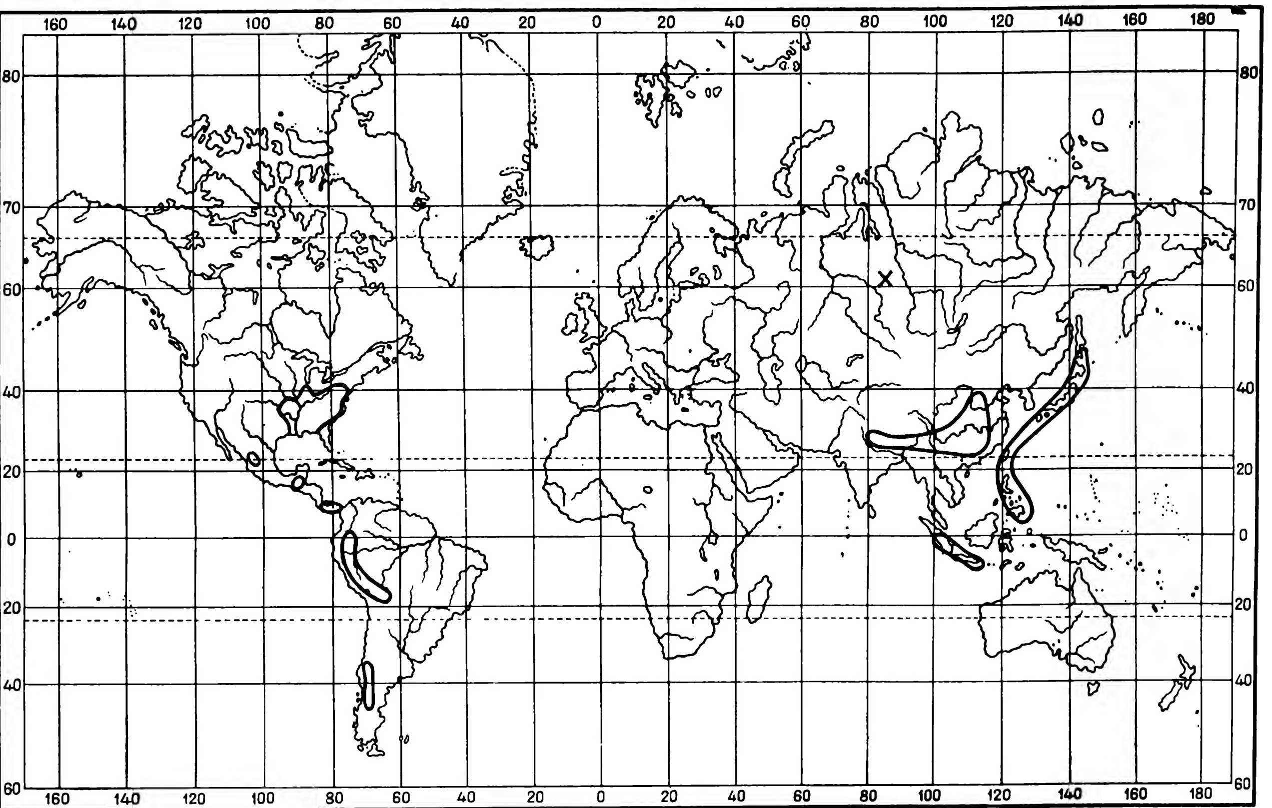


Рис. 2. Современный ареал рода *Hydrangea* (по данным McClintock, 1957).

× — местонахождение флоры Компасский Бор с *Hydrangea diversifolia* Gorbunov.

Среди ныне живущих видов рода *Hydrangea* только 2 имеют лопастные листья: *H. quercifolia* Bartr., произрастающая на прибрежной равнине Мексиканского залива на юго-востоке США, и *H. sikokiana* Maxim., родиной которой являются горы южной Японии. Из них по внешним морфологическим признакам и особенно по жилкованию листья *H. sikokiana* более усложненные.

Листья *H. diversifolia* морфологически относительно простые и имеют немного признаков, полностью совпадающих с признаками листьев упомянутых двух современных видов. Тщательное сравнение их приводит нас к выводу, что вид *H. diversifolia* по листьям имеет наибольшее сходство с *H. quercifolia*. Только по отдельным признакам он сближается с *H. sikokiana*.

Большинство листьев *H. diversifolia* глубоко разделенные и по настоящему лопастные. Жилкование у них сравнительно простое. Базальные жилки, проходящие в первые нижние боковые лопасти, начинаются вблизи основания, и ниже их проходит только одна пара коротких и тонких жилок. Боковые жилки, отходящие от центральной выше базальных, также проходят в вершины верхних или дополнительных лопастей. Такая форма жилкования и явно лопастные листовые пластинки более всего сближают ископаемый вид с *H. quercifolia* Bartr.

Листья *H. sikokiana* широкоовальные, более цельные и менее глубоко разделенные, а лопасти имеют вид больших зубцов. Базальные жилки, оканчивающиеся в первых снизу лопастях или зубцах, начинаются очень высоко и ниже их отходит еще несколько пар (иногда до 5) более коротких жилок, соединяющихся между собой у края листа. Многие боковые жилки, отходящие выше базальных, здесь также соединяются между собой у края и в зубцы отходят только веточки от соединительных дужек. Подобного жилкования не наблюдается ни на одном образце *H. diversifolia*. Но сильная вытянутость кончиков лопастей у ископаемого вида, как и более частое и правильное прохождение жилок третьего порядка, более свойственны листьям *H. sikokiana*.

Листья *H. diversifolia* относительно небольшие, тогда как у обоих современных видов в массе они более крупные, от 8 до 25 см дл. Среди гербарных образцов *H. quercifolia* был встречен лист, несомненно из числа аномальных, полностью сходный по величине, форме и характеру зубчатости с отпечатком цельного листа *H. diversifolia* (табл. II, *3*).

Сходными с американским видом (*H. quercifolia*) были и условия произрастания *H. diversifolia* — на плоской равнине, вероятно, по берегам рек и озер.

Замечания о климатических условиях в эпоху произрастания флоры Компасский Бор в связи с находкой *Hydrangea*

Во флоре Компасский Бор наиболее частыми растениями, судя по большому числу отпечатков, были *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Populus latior* A. Br., *Populus kompassica* Gorb. sp. n., *Pterocarya castaneaefolia* (Goepp.) Schlecht., *Ulmus carpinoides* Goepp., *Liquidambar europaea* A. Br., *Nyssa europaea* Ung. и некоторые другие. Основываясь на географическом распространении и климатических условиях, при которых произрастают современные виды, являющиеся живыми аналогами перечисленных ископаемых растений, было сделано заключение о климатических условиях в эпоху флоры Компасский Бор. Мы полагали, что она могла существовать уже при среднегодовой температуре +10 и общей сумме осадков в 1000 мм, распределенных более или менее равномерно в течение года. Зима должна была быть мягкой, с маломощным и сравнительно непродолжительным снеговым покровом. Приведенные цифры надо рассматривать как минимальные. Они выведены как средние из климатических данных, свойственных северному и южному пределам распро-

странения некоторых современных растений — аналогов ископаемых видов, нередко имеющих обширные ареалы. Так, например, в восточных штатах С. Америки некоторые из них распространены от побережья Мексиканского залива и до границы с Канадой.

Установление вида *H. diversifolia* и находка в 1964 г. листьев *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysht. дают основу для суждения о более оптимальных климатических показателях для района Компасского Бора в раннем миоцене. Из них наибольший интерес представляет *H. diversifolia*, так как близкий к нему живой вид распространен на сравнительно ограниченной территории, климат которой характеризуется относительно небольшими колебаниями среднегодовых температур воздуха и количества осадков.

При описании *H. diversifolia* было показано, что по листьям этот вид является более близким к современному виду *H. quercifolia* и в меньшей степени сходен с *H. sikokiana*.

Вид *H. quercifolia* представляет собой листопадный кустарник высотой 1—2 м, сильно разветвленный от основания, большей частью с 5-лопастными листьями. Он произрастает на прибрежной равнине Мексиканского залива и у южного подножия Аппалачских гор, в штатах Миссисипи, Алабама, на западе Джорджии, на юго-востоке Луизианы и в низовьях р. Апалачикола на северо-западе Флориды. На севере он несколько переходит южную границу штата Теннесси. Таким образом, ареал этого вида приурочен к южной половине субтропической зоны С. Америки (Витвицкий, 1953). Для характеристики климата области распространения *H. quercifolia* приводим данные о средних температурах воздуха самого теплого и самого холодного месяцев, среднегодовые температуры и общее количество годовых осадков по 4 метеорологическим станциям (см. таблицу). Эти станции располагаются следующим образом: Апалачикола на юге, на побережье Мексиканского залива, Монтгомери в центре рассматриваемой территории, Мемфис на северо-западе и Чаттануга на северо-востоке. Две последние станции находятся на северной границе ареала данного вида.

Основные климатические показатели на территории произрастания *Hydrangea quercifolia* (Северная Америка) и вблизи местонахождения *H. diversifolia* (Советский Союз)

Станция	Координаты	Высота над уровнем моря (в м)	Средняя температура воздуха (в °С)			Средние годовые суммы осадков (в мм)
			самого холодного месяца (январь)	самого теплого месяца (июль)	годовая	
С. Америка						
Мемфис	35°09′ с. ш. 90°03′ з. д.	122	4.8	26.7	15.3	1214
Чаттануга	35°04′ с. ш. 85°14′ з. д.	232	4.9	25.4	15.6	1312
Монтгомери	32°23′ с. ш. 86°18′ з. д.	68	8.8	27.0	18.3	1300
Апалачикола	29°45′ с. ш. 84°58′ з. д.	11	12.0	27.4 1	20.4	1481
СССР						
Напас	—	76.2	—22.4	17.2	—2.8	585

Примечание. В Апалачикола наиболее теплыми месяцами являются июль и август.

Приведенные в таблице данные для США (Витвицкий, 1953) дают достаточно ясное представление об основных особенностях климата в области произрастания *H. quercifolia*. К ним только следует добавить, что на северной границе распространения вида (в Мемфисе) в холодный период

года температура воздуха в течение 39 дней опускается ниже нуля, из них 7 дней бывает без оттепелей, но снежный покров почти не образуется, так как на той же станции отмечается только 3 дня в году со снегом.

Конечно, нам неизвестны климатические условия, необходимые для существования ископаемых видов растений. Поэтому как ни рискованно переносить на них данные, свойственные областям обитания современных видов, похожих или даже близких к ископаемым формам, в наших условиях это пока единственный путь для суждения о климате в районе современного бассейна р. Тым в раннем миоцене. С учетом этого обстоятельства мы полагаем, что климатические условия, свойственные сейчас северной и центральной частям ареала современного вида *H. quercifolia*, могут быть показателями и наиболее оптимального климата в районе Компасского Бора в эпоху существования там *H. diversifolia*.

Область произрастания другого современного вида с лопастными листьями — *H. sikokiana* — в Японии (о-ва Кюсю, Сикоку и юг Хонсю) также находится в субтропической зоне (вблизи ее северной границы), с весьма влажным и теплым муссонным климатом (Витвицкий, 1960). Но этот листопадный кустарник растет на высотах от 100 до 1000 м (McClintock, 1957) и на пределе своего верхнего распространения в горах существует в довольно суровых условиях, при значительном числе дней с морозом и снегом (Витвицкий, 1954).

Для сравнения вероятных показателей раннемиоценового климата с современными климатическими условиями в области среднего течения р. Тым в таблице приведены данные метеорологической станции пос. Напас, находящейся примерно в 75 км юго-западнее ур. Компасский Бор (см. таблицу). В настоящее время в среднем течении р. Тым продолжительность безморозного периода равна всего 60—137 (средняя 102) дням, а мощный снеговой покров держится в течение 196 дней в году. Абсолютный минимум температуры воздуха равен —55°, при этом заморозки возможны в любой летний месяц (Справочник по климату СССР, 1965).

В чем причина столь резкого ухудшения климата от геологического прошлого к настоящему времени на территории Зап. Сибири и в районе Компасского Бора? В попытке ответить на этот вопрос было произведено палеомагнитное изучение образцов озерной глины с растениями из обнажения Белый Яр (Горбунов и Поспелова, 1966). Результаты этого исследования показали, что ур. Компасский Бор в раннем миоцене находилось под палеоширотой 42° с. ш., что составляет разницу в 18° по сравнению с его современным положением на 60° с. ш. Было вычислено и положение геомагнитного полюса, который в то время находился на северном побережье Канады, вблизи мыса Батерст, в районе с координатами около 70° с. ш. и 230° з. д.

По-видимому, более южное положение Компасского Бора в раннем миоцене, зависело ли оно от дрейфа континента или от перемещения полюса, лучше всего объяснило бы более высокие средние температуры воздуха, как месячные, так и годовую. Большее количество осадков и более равномерное их распределение в течение года, чем это имеет место в настоящее время в нашем районе, было связано с иными условиями формирования воздушных масс в северном полушарии и другими путями движения их над Западно-Сибирской низменностью. Эти особенности климата должны были находится в связи с такими причинами, как иной режим циркуляции водных масс в Атлантическом океане и в Северном полярном бассейне.

Открытие вида *H. diversifolia* представляет интерес и в ботанико-географическом отношении. Род *Hydrangea* имеет рассеянное распространение (рис. 2). Области произрастания его видов приурочены к окраинным частям континентов. Листопадные виды, которые нас сейчас интересуют, в С. Америке являются членами широколиственных лесов, распространенных на юго-востоке, в областях с тепло-умеренным и субтропическим климатом. В Вост. Азии они расселены в областях с муссонным климатом. Виды этого рода полностью отсутствуют на огромных пространствах

северной и юго-западной Азии, в Европе, Африке и на западе С. Америки, с их более контрастным или даже холодным климатом на севере.

Ископаемые остатки, хотя они и не особенно многочисленны, указывают на более широкое распространение рода в прошлом. В С. Америке его виды в третичном периоде доходили до западного побережья континента. В эоцене вид *H. alaskana* Hollick (Hollick, 1936 : 122) произрастал на п-ове Аляска, вблизи 60 параллели. Род несомненно существовал в третичной Европе, хотя указания на находки его здесь пока малочисленны или недостаточно надежны.

Установление *Hydrangea* в Зап. Сибири на 60° с. ш. по остаткам, не вызывающим сомнения в точности родового определения, резко сдвигает в Сев. Азии границу третичного распространения рода к северу. При этом вид на р. Тым имеет более молодой геологический возраст по сравнению с видом на п-ове Аляска. Он является также связующим звеном в цепи находок ископаемых видов от Европы до Китая и свидетельствует о циркумбореальном распространении в северном полушарии рода *Hydrangea* в геологическом прошлом.

Существование в третичном периоде в Зап. Сибири вида *H. diversifolia* с лопастными листьями позволяет предполагать реликтовую природу современного вида *H. quercifolia* в С. Америке, а возможно и *H. sikokiana* в Японии. Оба вида имеют сейчас ограниченные территории распространения и довольно стабильные климатические условия существования, особенно американский вид. Возможно, что *H. quercifolia* является далеким потомком сибирского вида *H. diversifolia*.

История становления и особенно расселения современных видов *Hydrangea* будет нам более ясной по мере увеличения находок ископаемых остатков этого растения. На пути к этому многое может дать критический пересмотр третичных флор Европы, в которых остатки *Hydrangea* несомненно скрываются под другими родовыми названиями.

Заключение

По отпечаткам лопастных и цельных листьев, а также цветков описан новый вид *H. diversifolia* Gorbunov. Все остатки происходят из нижнемиоценовых озерных глин обнажения Белый Яр, находящегося в ур. Компасский Бор в среднем течении р. Тым на востоке Западно-Сибирской низменности.

Из двух современных видов рода *Hydrangea*, имеющих лопастные листья, ископаемый вид по листьям имеет наибольшее сходство с *H. quercifolia* Bartr., произрастающей на прибрежной равнине Мексиканского залива в США.

Вид *H. diversifolia* принадлежит к числу трудных растений для определения по отпечаткам. Вследствие разнообразия формы листьев и большого внешнего сходства их с листьями других родов установление этого вида должно основываться на образцах хорошей сохранности. Особую диагностическую ценность представляют шиловидно заостренное окончание лопастей и больших зубцов, а также характер краевой зубчатости.

ЛИТЕРАТУРА

Витвицкий Г. Н. (1953). Климаты Северной Америки. — Витвицкий Г. Н. (1954). Климат Японии. — Витвицкий Г. Н. (1960). Климаты зарубежной Азии. — Горбунов М. Г. (1962). Геологический очерк урочища Компасский Бор на реке Тым (Западная Сибирь). Уч. зап. Томск. унив., 44. — Горбунов М. Г., Г. А. Поспелова. (1966). Палеомагнитные исследования нижнемиоценовых озерных глин на р. Тым (Западная Сибирь). Геология и геофизика, 4. — Заиконникова Т. И. (1964). О самостоятельности семейства *Hydrangeaceae* Dum. Новости систем. высш. раст. — Колаковский А. А. (1954). Плиоценовая флора Меоре Атара. Тр. Сухумск. бот. сада, VIII. — Колаковский А. А. (1957). Первое дополнение к Кодорской плиоценовой флоре (Меоре Атара). Тр. Сухумск. бот. сада, X. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. Монограф. Сухумск. бот. сада, 1. — Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1965). Сарматская флора Крынки. — Справочник

по климату СССР. (1965). Вып. 20, часть II. Температура воздуха и почвы. — Berger W. (1955). Die altpliozäne Flora des Laaerberges in Wien. Palaeontografica, B, 97, 3—6. — Chaney R. W., D. I. Axelrod. (1959). Miocene Floras of the Columbia Plateau. Carneg. Inst. Washing. Publ. 617. — Hollick A. (1936). The Tertiary floras of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 182. — Hu H. H., R. W. Chaney. (1940). A Miocene flora from Shantung Province, China. Palaeon. Sinica. New Ser. A, 1. — La Motte R. S. (1952). Catalog of the Cenozoic plants of North America. Geol. Soc. Amer., Memoir, 51. — McGinitie H. D. (1941). A Middle Eocene flora from central Sierra Nevada. Carneg. Inst. Washing. Publ., 534. — McClintock E. A. (1957). A Monograph of the Genus *Hydrangea*. Proc. Calif. Acad. Scienc. Fourth Series, XXIX, 5.

Томский государственный университет. (Получено 21 III 1968).

SUMMARY

The species *Hydrangea diversifolia* Gorbunov sp. nova is characterized by parted leaves, smooth-edged leaves and flowers being more rare. All the remains studied were collected in the same locality, from the Lower Miocene lacustrine clays of the Beliy Yar denudation situated in the locality Compasskiy Bor in the middle course of the river Tym (the eastern part of the West-Siberian Plain). Judging from its leaves, this fossil species appears to be most closely allied to the recent American species *H. quercifolia* Bartr. It is possible, that the latter species is a remote descendant of *H. diversifolia*. The discovery of *H. diversifolia* in the West-Siberian Plain at 60° n. l. is indicative of the circumboreal distribution of the genus *Hydrangea* in the Northern Hemisphere in the geological past. From the comparison of the fossil *H. diversifolia* with the recent *H. quercifolia* an inference can be made about the most favourable climatic conditions for this genus in the central part of West Siberia in the Lower Miocene (see the table).

УДК 581.162 : 634.721

А. Я. Радионенко

ПРОЦЕСС ОПЛОДОТВОРЕНИЯ У *RIBES NIGRUM* L.

A. J. RADIONENKO. THE PROCESS OF FERTILIZATION IN BLACK CURRANT (*RIBES NIGRUM* L.)

С 6 рисунками

Цитоэмбриология смородины черной изучена довольно слабо. Фрагментарные данные по некоторым видам *Ribes* имеются в работах зарубежных авторов (Warming, 1878; Schnarf, 1929; Mauritzon, 1933). А. С. Афанасьевой (1964) исследовано влияние дополнительного опыления на формирование плодов и образование семян у Боскопского великана. В этой же работе приведены данные о развитии мужского гаметофита, морфологии зародышевого мешка, а также некоторые материалы по биологии процесса оплодотворения; указано также, что при свободном опылении слияние гамет у смородины происходит не раньше чем через 10 суток. Данные о развитии генеративных органов, а также раннем эмбриогенезе у смородины сообщила А. Ф. Попова (1965, 1966).

Задачей настоящей работы, выполненной в 1964—1967 гг., было подробное исследование процесса оплодотворения у сортов Юннат и Юность.

Для изготовления постоянных препаратов в хромацетоформоле Навашина цветки фиксировались в условиях как естественного опыления, так и искусственного. Межсортовые скрещивания проводились как с кастрацией цветков, так и без кастрации. В обоих случаях с целью предотвращения попадания неизвестной пыльцы на рыльца пестиков применялись марлевые изоляторы. Помимо межсортовых скрещиваний, в опыт были включены варианты с искусственным опылением пыльцой своего цветка, а также с добавлением к собственной пыльце чужеродной пыльцы. Постоянные препараты изготовлялись по обычной методике. Толщина срезов от 15 до 25 μ. Окраска гематоксилином, по Гейденгайну, фуксином основным, по Модилевскому. Применялась реакция Фельгена с последующей подкраской в лихт-грюне. Рисунки выполнены с помощью камеры Аббе. Препараты исследовались под микроскопом МБИ-3.

В семяпочках смородины уже в первый день цветения всегда обнаруживались зрелые зародышевые мешки с яйцевым аппаратом, вторичным ядром, находящимся в нижней части зародышевого мешка, и антиподами. Согласно А. С. Афанасьевой (1964), при естественном опылении массовое прорастание пыльцевых зерен, дорастание пыльцевых трубок до конца столбика и проникновение их в полость завязи происходит не раньше чем через 96—120 часов после распускания цветка. Е. В. Великанова (1937) и А. Ф. Попова (1937 г.) отмечают, что пыльцевые трубки проникают к семяпочкам намного раньше, и уже через двое суток происходит слияние гамет. Нам не удалось обнаружить оплодотворенные семяпочки, а также пыльцевые трубки в полости завязи через 2 дня после искусственного нанесения пыльцы в вариантах, где некастрированные цветки сорта Юннат опылялись: а) пыльцой Боскопского великана, б) смесью собственной и чужеродной пыльцы, в) собственной пыльцой; лишь в завязях цветков Юнната в условиях свободного опыления через 2—3 дня после начала цветения наблюдалось много пыльцевых трубок. В вариантах Юннат × Боскопский великан (с кастрацией) через 2 дня после опыления было отмечено много пыльцевых трубок в столбике пестика, часть из которых врастала в полость

завязи, а еще через 2 дня во многих семяпочках имело место оплодотворение.

У смородины лопнувшие пыльники в теплую солнечную погоду можно обнаружить через 2—4 часа после распускания цветочного бутона. Зрелая пыльца находится на двухклеточной стадии развития. Ядро генеративной клетки чаще всего удлиненное, реже округлое, богатое ДНК. Иногда заметна и цитоплазма генеративной клетки, в таком случае последняя имеет веретенообразную форму с заостренными концами (рис. 1). Вегетативное ядро в зрелом пыльцевом зерне смородины удается видеть лишь в редких случаях, оно не дает положительной реакции Фельгена. Выпячивание интины в набухшем пыльцевом зерне обычно происходит через несколько пор, число которых достигает 7, однако интенсивный

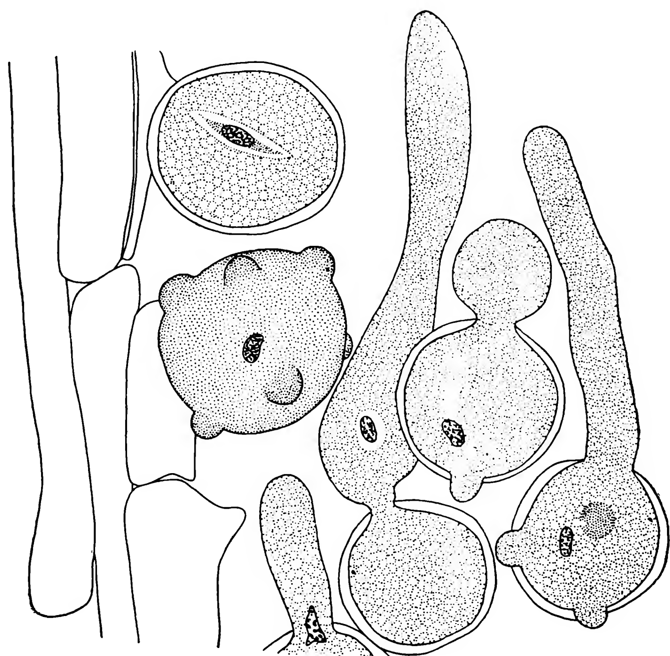


Рис. 1. Прорастающие пыльцевые зерна возле верхушки столбика. Смородина сорта Юннат на второй день после нанесения пыльцы Боскопского великана. Реакция Фельгена. (Увел. 60×10).

рост пыльцевой трубки продолжается из одной какой-либо поры (рис. 1). В первый день опыления на рыльце прорастают не все пыльцевые зерна, непроросшие пылинки можно обнаружить через 3—4 дня и позже. В ряде случаев нам удалось наблюдать в полости завязи смородины пыльцевые трубки, в которых процесс развития мужского гаметофита был уже закончен (рис. 2). Вегетативное ядро и в пыльцевой трубке также давало весьма слабую реакцию Фельгена. Принимая во внимание описанное выше отношение вегетативного ядра к реакции Фельгена в пыльцевом зерне, в растущей трубке, а также значительное усиление реактивной окраски во время пребывания его в зародышевом мешке, следует согласиться с мнением Т. Ф. Поляковой (1961, 1963) о весьма пластичном состоянии вегетативного ядра, что проявляется в изменении как его формы, так и физико-химических свойств. Ядра мужских гамет в пыльцевых трубках заметно различаются по своей форме и размерам (рис. 2). Спермии смородины могут быть округлыми, овальными и др. Взаимное положение спермиев, а также размещение их по длине пыльцевой трубки может изменяться. Вегетативное ядро обнаруживалось чаще всего рядом или несколько сзади спермиев. Структура ядер мужских гамет и отношение их к реакции Фельгена во время пребывания в пыльцевой трубке варьируют: иногда они кажутся

рыхлыми с четко выраженными хроматиновыми глыбками или нитями, в других случаях это значительно уплотненные тела с почти сплошной фиолетовой окраской различной интенсивности. На всех этапах развития спермиев вплоть до полного слияния с ядрами женских половых клеток у них всегда отсутствует ядрышко.

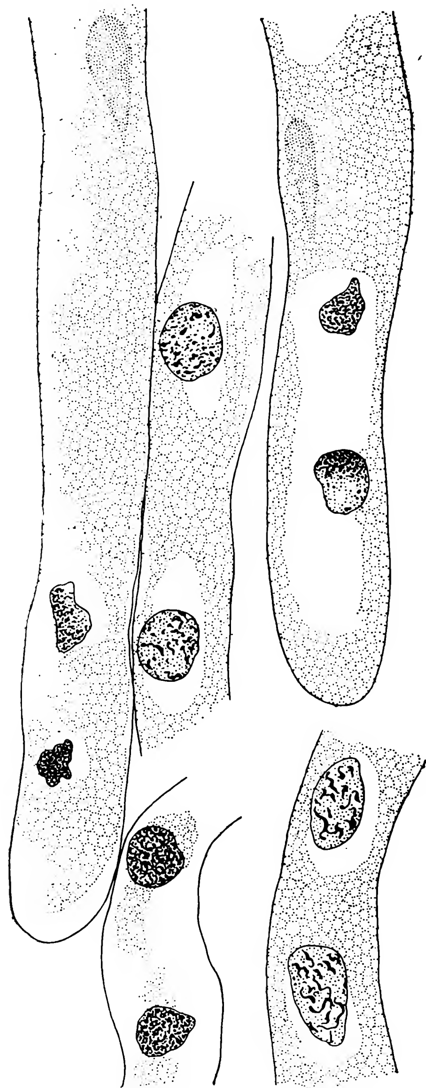


Рис. 2. Растущие пыльцевые трубки в полости завязи. Сорт Юннат, естественное опыление, фиксация через 5 дней от начала цветения. Реакция Фельгена. (Увел. 90×15).

Вхождение пыльцевой трубки в зародышевый мешок в большинстве случаев сопровождается помутнением одной синергиды. В ряде случаев можно было видеть так называемый нитчатый аппарат синергиды (рис. 3). Вегетативное ядро излившейся пыльцевой трубки зачастую остается у края лопнувшей синергиды, а спермии расходятся к женским ядрам. У смородины не удалось наблюдать контуры центральной клетки зародышевого мешка, в том числе и щель между яйцеклеткой и центральной клеткой. Вследствие расположения центрального ядра в нижней части зародышевого мешка второй спермий до момента слияния проходит значительное расстояние (рис. 4, *1*). Из рис. 3 видно, что обе лопнувшие синергиды и яйцеклетка залиты плазматическим содержимым пыльцевой трубки. Возле женского полового ядра находятся 2 спермия; видны

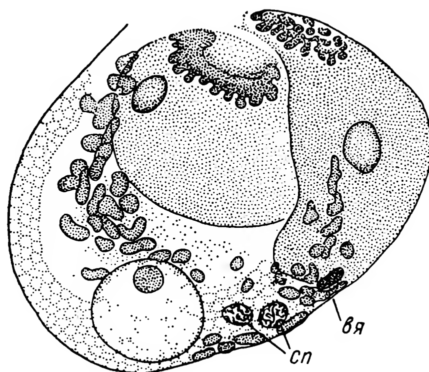


Рис. 3. Яйцевой аппарат сорта Юннат через 4 суток после искусственного нанесения пыльцы Боскопского великана. Момент, предшествующий оплодотворению. Синергиды разрушены, видны 2 спермия (*сп*) и вегетативное ядро (*вя*). Реакция Фельгена. (Увел. 90×10).

дегенерирующие ядра синергид и удлиненное вегетативное ядро пыльцевой трубки. В ядре женской половой клетки отсутствует дополнительное ядрышко, последнее не обнаружено также и в центральном ядре, не изображенном на рисунке. Можно предположить, что здесь представлен момент, предшествующий оплодотворению. Прекращение жизнедеятельности обеих синергид у смородины, по-видимому, в редких случаях может быть вызвано проникновением в зародышевый мешок одной пыльцевой трубки.

Мы неоднократно наблюдали картины двойного оплодотворения у черной смородины (рис. 4 и 5). В последнем случае изображены элементы двух зародышевых мешков с трех их последовательных поперечных срезов (рис. 5, *1—3*, *4—6*). На рис. 5, *4* представлена синергида, на поверхности которой видны капли цитоплазмы излившейся пыльцевой трубки. Другая синергида разрушена, в остатках ее ядра, наблюдаемых в виде пикно-

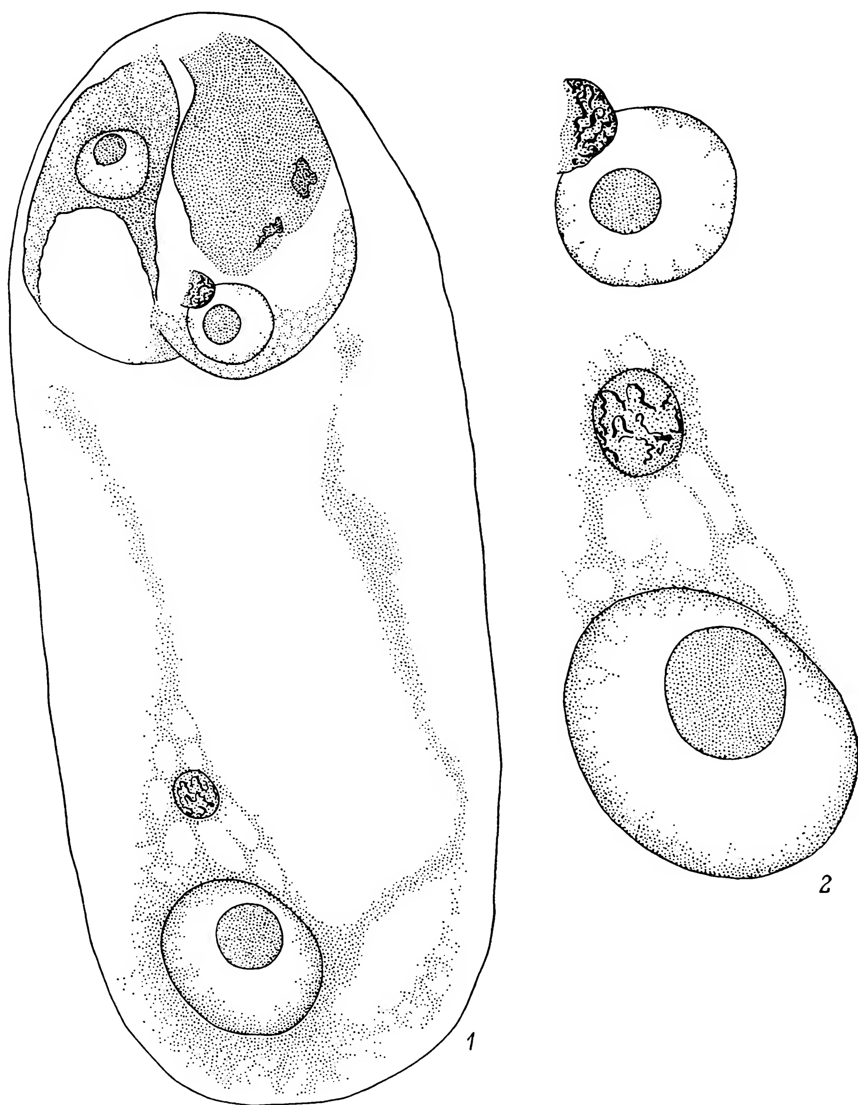


Рис. 4. Двойное оплодотворение *Ribes nigrum.*

1 — зародышевый мешок (увел. 90×10); *2* — ядро яйцеклетки во время сингамии, возле центрального ядра другой спермий (увел. 90×20). Сорт Юннат, 5 дней после искусственного нанесения пыльцы Боскопского великана. Реакция Фельгена.

тического тела, обнаруживается средней интенсивности реакция на ДНК. Здесь же находится и медиальная часть яйцеклетки в виде тонкого слоя цитоплазмы, включающей крупную вакуолю. Нижняя часть яйцеклетки с ядром, на котором лежит спермий, видна на следующем срезе (*5*). С центральным ядром копулирует второй спермий (*6*). В нуклеоплазме обеих мужских гамет хорошо заметны хроматиновые глыбки. Картина, предшествующая двойному оплодотворению, изображена на рис. 5, *1—3*. Двойное оплодотворение у смородины чаще всего наблюдается через 4—5 суток после опыления. В двух случаях нам удалось видеть стадию опло-

дотворения, непосредственно следующую за погружением спермия в ядро яйцеклетки и его «растворением», т. е. заключительный этап сингамии. На рис. 6, *1* в ядре яйцеклетки видны 2 ядрышка и спиралевидные хроматиновые нити. Остатки растворившегося спермия можно определить по скоплению хроматина около одного из ядрышек. Аналогичная картина изображена и на рис. 6, *2*, где процесс слияния половых ядер, по-видимому, находится в несколько более поздней фазе.

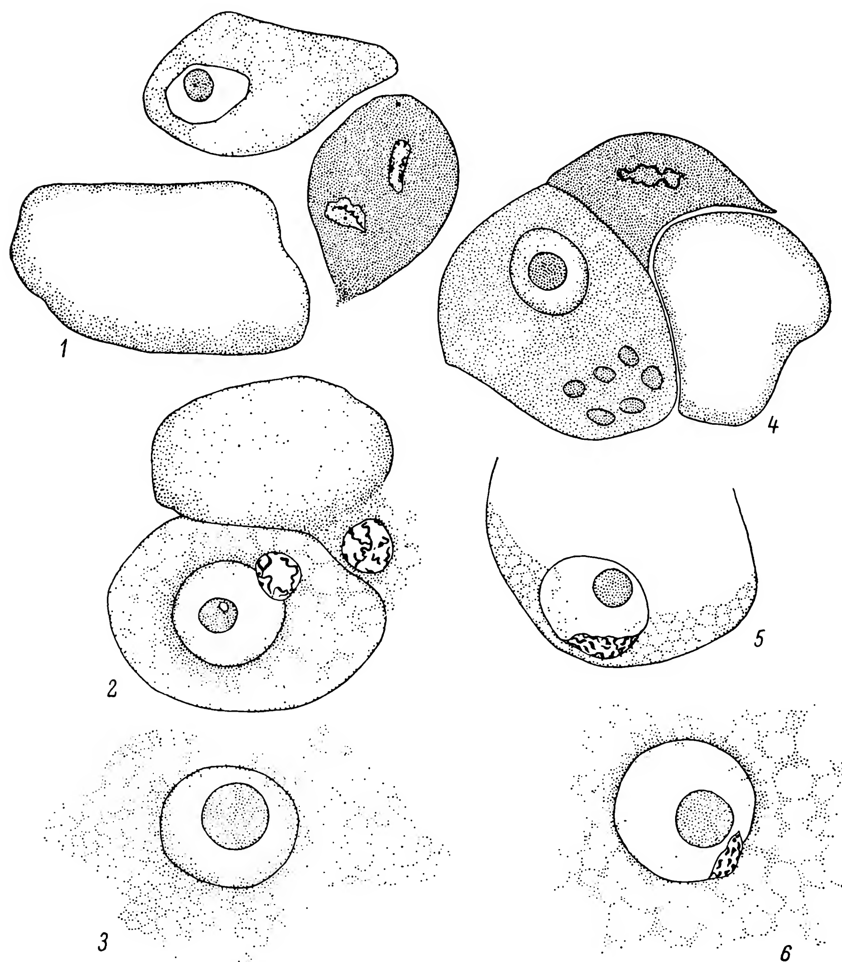


Рис. 5. Двойное оплодотворение *Ribes nigrum*.

1—3 — синергиды, яйцеклетка, *2* спермия и вторичное ядро; сорт Юннат, естественное опыление, фиксация через 5 дней от начала цветения; *4—6* — синергиды, яйцеклетка и вторичное ядро в момент амфимиксиса; сорт Юннат, 4 дня после искусственного самоопыления. В обоих случаях изображены поперечные последовательные срезы зародышевых мешков. Реакция Фельгена. (Увел. 90 × 10).

В ядрах неоплодотворенных клеток зародышевого мешка смородины находится лишь одно ядрышко. В ядре зиготы часто можно наблюдать, как это только что было показано, еще одно ядрышко несколько меньшего размера. Оплодотворенное центральное ядро смородины может иметь одно или больше дополнительных ядрышек или же таковые вообще отсутствуют.

После полного объединения гамет зигота в течение определенного времени находится в состоянии так называемого покоя. Таким образом, слияние половых ядер у смородины черной, следуя классификации Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1957), происходит по премитотическому типу.

Представляло интерес выяснить, имеет ли место у смородины излияние нескольких пыльцевых трубок в зародышевый мешок, как это было

констатировано у сортов культурной яблони (Радионенко, 1964, 1967) и ранее у других растений (Чернояров, 1915; Герасимова-Навашина, 1933, 1952; Поддубная-Арнольди, 1944, 1964; Навашин и Финн, 1951; Герасимова-Навашина и Батыгина, 1958; Герасимова-Навашина и Коро-

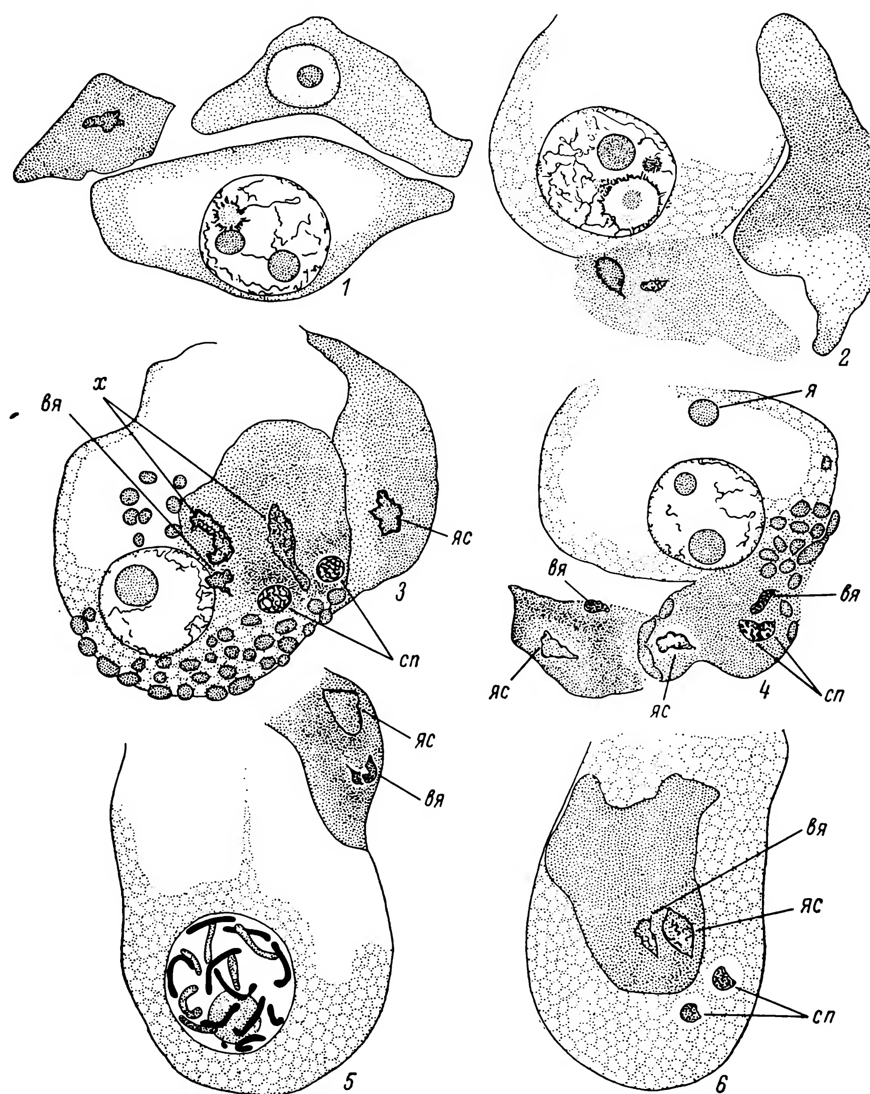


Рис. 6. Оплодотворенные яйцеклетки и дополнительные спермии у *Ribes nigrum*.

1 — яйцевой аппарат, в ядре зиготы видны остатки растворившегося спермия; сорт Юннат, 5 дней после искусственного самоопыления; аналогичные условия опыления и сроки фиксации относятся к *2*, *3*, *5*, *6*; *2* — в ядре зиготы видны остатки спермия, рядом лопнувшие синергиды; сорт Юннат; *3* — зигота, лопнувшие синергиды, пара спермиев (*сп*), вегетативное ядро (*вя*), ядро синергиды (*яс*), X-тела, сорт Юннат; *4* — зигота, тесно-сближенные спермии (*сп*), вегетативные ядра (*вя*) двух пыльцевых трубок, остатки ядер лопнувших синергид (*яс*); одно из ядрышек (*я*) зиготы вынесено бритвой микротома за пределы ядра; сорт Юннат, естественное опыление, 4—5 дней от начала цветения; *5*, *6* — соседние последовательные срезы одного зародышевого мешка, поздняя профаза митоза в ядре зиготы, остатки одной из синергид с ядром (*яс*), вегетативное ядро (*вя*); часть зиготы и остатки другой синергиды, в которой находится ее ядро (*яс*) и вегетативное ядро (*вя*), пара спермиев (*сп*); сорт Юннат. Реакция Фельгена. (Увел. 90×10).

бова, 1959). Наши данные свидетельствуют о возможности излияния в зародышевый мешок смородины двух пыльцевых трубок. Согласно Н. Т. Кахидзе (1954), Фельген-положительные X-тела у томатов не что иное, как ядра разрушенных синергид. Е. Н. Герасимова-Навашина и Т. Б. Батыгина (1958, 1964) считают, что у *Scilla* X-тела — это ядро сифоногенной клетки и остатки ядра синергиды. Мы присоединяемся к мнению только

что цитированных авторов, убедившись на примере смородины в аналогичном происхождении этих образований. Правда, иногда природу фельген-положительных тел, находящихся на месте разрушенных синергид, установить бывает весьма затруднительно. Из рис. 6, *4* видно, что в зародышевый мешок проникли 2 пыльцевые трубки. В ядре зиготы находятся 2 ядрышка, еще одно довольно крупное ядрышко можно обнаружить невдалеке, по-видимому, оно было вынесено бритвой микротома из ядра зиготы. В зоне обеих разрушенных синергид можно видеть по паре удлиненных тел, в которых реакция Фельгена выражена в различной степени. Не вызывает сомнения природа каждой пары этих тел, хотя иногда различия между деформированным ядром синергиды и вегетативным ядром пыльцевой трубки установить и не удается. В правой синергиде находятся 2 соприкасающиеся друг с другом спермия. Два последовательных сериальных среза изображены на рис. 6, *5*, *6*. Ниже разрушенного ядра синергиды (*5*) расположены 2 небольших тельца, которые, по-видимому, являются остатками вегетативного ядра. На следующем срезе (*6*) между оставшейся частью зиготы и лопнувшей синергидой находится еще пара гомогенных фельген-положительных тел; можно предположить, что эти тела не что иное, как дополнительные спермии. В нижней части другой разрушенной синергиды (*6*) находятся 2 деформированные образования, большее из которых, по-видимому, можно рассматривать как измененное ядро синергиды, меньшее — вегетативное ядро пыльцевой трубки. Ядро зиготы находится в стадии поздней профазы митотического деления: здесь можно легко сосчитать количество хромосом ($2n=16$), у некоторых из них хорошо заметна индивидуальность. Настоящие картины обнаружены у сорта Юннат на пятый день после искусственного опыления предварительно изолированных цветков собственной пыльцой.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева А. С. (1964). Роль дополнительного опыления в процессе оплодотворения. Тр. Инст. генет. АН СССР, 31. — Великанова Е. В. (1937). Причины бессемянности у некоторых плодово-ягодных растений. В кн.: Селекция плодово-ягодных растений. — (Герасимова Е. Н.) Gerassimova H. (1933). Fertilization in *Crepis capillaris* L. Wall. Cellule, 42. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1952). К цитолого-эмбриологическому пониманию процесса опыления. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 3. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. журн., 42, 11. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1958). Процесс оплодотворения у *Scilla sibirica* Andr. Бот. журн., 43, 7. — Герасимова-Навашина Е. Н. и Т. Б. Батыгина. (1964). Некоторые дополнительные данные о половом аппарате и о процессе двойного оплодотворения у покрытосеменных растений (на примере *Scilla sibirica* Andr.). Проблемы соврем. эмбриологии. — Герасимова-Навашина Е. Н. и С. Н. Коробова. (1959). О роли синергид в процессе оплодотворения. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 64, 5. — Кахидзе Н. Т. (1954). Изменения элементов зародышевого мешка при оплодотворении у томатов. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Навашин С. Г. и В. В. Финн. (1951). К истории развития халацогамных *Juglans nigra* и *Juglans regia*. Избранные труды, I. — Поддубная-Арнольди В. А. (1944). Эмбриология покрытосеменных растений и ее значение для систематики, селекции и генетики. Докт. диссерт., М. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Полякова Т. Ф. (1961). К вопросу о роли вегетативного ядра в развитии мужского гаметофита. Цитология, 3, 3. — Полякова Т. Ф. (1963). Изучение вегетативного ядра в пыльцевом зерне у *Echinops sphaerocephalus*. Цитология, 5, 1. — Попова А. Ф. (1965). Заложение и развитие генеративных органов у черной смородины *Ribes nigrum* L. Укр. бот. журн., 22, 6. — Попова А. Ф. (1966). Цитоэмбриологическое развитие смородины черной *Ribes nigrum* L. при внутрисортовом и межсортовом опылении (внутривидовые скрещивания). Укр. бот. журн., 23, 1. — Радионенко А. Я. (1964). Эмбриональное развитие абрикоса и яблони в связи с условиями вегетационного периода. Канд. диссерт., Киев — Радионенко А. Я. (1967). Исследование полового процесса у яблони. Цитология и генетика, 1, 5. — Чернояров М. В. (1915). Новые данные в эмбриологии *Myosurus minimus* L. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 24. — Mauritzon J. (1933). Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. — Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen. — Warming E. (1878). De l'ovule. Ann. Sci. Natur. Bot., ser. 6, 5.

SUMMARY

When transferred to the stigma of the pistil, the pollen grains of *Ribes nigrum* L. are at the bi-cellular stage, the development of the male gametophyte being completed at the time of the pollen tube growth inside the style of the pistil. Fertilized ovules, as well as pollen tubes, can be seen in the cavity of ovaries of previously emasculated flowers after the elapse of two days following the pollination in the variety «Yunnat» pollinated with the pollen of the variety «Boskopskiy Velikan», as well as in the ovaries of flowers fixed under the conditions of natural pollination. Cases of double fertilization were established; it takes place mostly in 4 or 5 days after the pollination. An additional nucleolus can be observed not infrequently in the nucleus of the zygote. Occasionally a pair of sperms was observed in the fertilized embryosacs.

УДК 581.9 : 633.872

А. К. Денисов

СЕВЕРНАЯ ГРАНИЦА АРЕАЛА *QUERCUS PEDUNCULATA* EHRH. В СССР И ЕЕ ДИНАМИКА ЗА АГРИКУЛЬТУРНОЕ ВРЕМЯ

С 3 картами

A. K. DENISOV. THE NORTH LIMIT OF THE AREA OF *QUERCUS PEDUNCULATA* EHRH. IN THE U. S. S. R. AND ITS DYNAMIC DURING THE PERIOD OF AGRICULTURE

Изучение динамики ареалов видов растений, имеющих крупное производственное и природно-хозяйственное значение, представляет задачу большой теоретической и практической важности. Еще А. П. Ильинский (1933 : 11) указывал, что «динамика ареала заслуживает самого пристального внимания со стороны советской науки». В полной мере это относится к дубу — ценнейшей нашей древесной породе.

С установлением направления развития ареала дуба связаны практические современные и перспективные вопросы лесоводства, особенно в период изменения ареалов растений в связи с усиливающейся производственной деятельностью человека. С динамикой ареала дуба связаны и многие теоретические вопросы, в частности первые геоботанические построения С. Коржинского (1891), рисующие печальную для дуба перспективу при столкновении с елью, вызвавшие живейшие возражения Г. Ф. Морозова (1928) и дальнейшее обсуждение проблемы; отзвуки этой дискуссии заметны и в работах современных ботаников и лесоводов. Естественно, что без знания ареалов и их динамики невозможны ботаникогеографические обобщения.

В предлагаемой статье сжато излагаются результаты продолжительных исследований по установлению северных границ ареала дуба черешчатого в СССР и их смещения за последние 800—1000 лет.

Сопоставляя северные границы распространения дуба по данным разных авторов, можно заметить, что они указываются разноречиво. Траутфеттер (Trautvetter, 1849) ведет границу от Ленинграда [1] прямо на восток по шестидесятой параллели к верховьям р. Вага. Далее граница пересекала Сухону у Тотьмы и направлялась на Киров, Пермь, где круто поворачивала на юго-восток.

Кеппен (Köppen, 1889), уточняя границу, ведет ее через южную Финляндию от Або на Выборг, далее несколько севернее Ленинграда (Токсово), через южную часть Тихвинского уезда Новгородской губ., северную часть Ярославской, юго-западный угол Вологодской (Грязовецкий уезд) и северную часть Костромской; в Вятской губ. граница указана южнее г. Кирова; в Пермской губ. граница идет на Оханск и, не достигая Перми, круто поворачивает к югу.

В работе В. Н. Сукачева и др. (1938) граница по сравнению с указанной Кеппеном поднята на север в бывш. Вятской губ. до широты г. Кирова. Во втором томе сводки «Деревья и кустарники СССР» (1951) гра-

[1] Здесь и ниже указываются современные наименования городов.

ница, в отличие от Кеппена и Сукачева, указана «несколько южнее Ленинграда» (стр. 472) и далее совпадает.

В «Географии растений» В. В. Алехина (1957) граница дуба в Вологодской области поднимается до Белого озера (60° с. ш.), откуда спускается к Вологде. В работе А. Н. Шиманюка (1955) северная граница в этом районе проходит южнее на целый градус, равно как на такую же величину она опущена и в Кировской обл. по сравнению с границей, показанной Сукачевым и Алехиным. У К. Б. Лосицкого (1963 : 44) граница, совпадая в общем с очерченной Кеппеном, в Костромской области, однако, «опускается до Костромы», т. е. выходит к Волге, тогда как у Кеппена и Сукачева она показана здесь более чем на градус севернее, а В. В. Алехин (1951 : 229) указывает, что она проходит «почти по водоразделу между системами Волги и Северной Двины».

Из приведенных сведений (а их можно было бы увеличить) следует, что противоречия в определении северной границы распространения дуба значительны. Они обнаруживаются и при сравнении северной границы распространения дуба по внепойменным местообитаниям, устанавливаемой Г. И. Танфильевым (1902), В. В. Алехиным (1951), авторами «Геоботанического районирования СССР» (1947), С. Ф. Курнаевым (1958) и др., и выявляются даже на мелкомасштабной карте (рис. 1). Отсюда не случайны заявления некоторых авторов о том, что «область распространения дуба черешчатого в СССР не имеет точно установленных границ» (Чеведаев, 1963 : 43).

Причинами такой разноречивости являются: 1) фактическая неполнота наших сведений о произрастании дуба на севере; 2) динамичность границы под влиянием производственной деятельности человека;[1] 3) различная точность выявления границ при общих и региональных ботаникогеографических исследованиях; 4) различный подход исследователей к включению (или исключению) островных местообитаний дуба в его ареал.

Для более детального выявления современных северных границ произрастания дуба нами были использованы ботаникогеографические, флористические, картографические и лесоустроительные источники, как обобщенные, так и, в особенности, региональные. Применен также анкетный метод получения сведений от инженерно-технического персонала лесхозов и леспромхозов предельной полосы распространения дуба. В случаях, требующих уточнения, были проведены обследования на месте по маршрутам с привлечением лесной охраны государственного лесного фонда.

Крайние северные пределы ареала дуба, как они устанавливаются по современным данным, начиная с западных рубежей нашей страны, оказываются следующими.

В Ленинградской области граница должна быть поднята на север Карельского перешейка. Здесь, близ северных берегов озера Кремневского или Отрадного (в довоенном прошлом Пюхи-Ярви), А. А. Ниценко (1958) обнаружено местообитание дуба. Отмечен дуб и на прибрежных островах Ладожского озера близ ст. Кузнечное. Встречаемость орешника, клена остролистного, липы и обилие неморальных видов травянистой растительности, по совокупности с другими показаниями, заставили Ниценко отнести район к северу от Приозерска к южной тайге. Следовательно, на крайнем северо-западе своего ареала дуб произрастает у 61° с. ш., т. е. на целый градус севернее Ленинграда.

Заметим, что почти на той же широте дуб встречался в конце XVIII в. и на восточном прибрежье Ладожского озера в Лодейнопольском уезде (Центр. госуд. архив древних актов — Кириков, 1966) и позже был сведен человеком. На восточном же Приладожье, в 5 км к востоку от ст. Оять и в настоящее время встречен дуб, а также липа, ильм, клен (Ниценко, 1959) и ранее был отмечен орешник (Красноруцкая, 1927).

---

[1] Указывая на силу этого влияния, акад. Л. С. Берг (1947а : 27) писал, что только «после человека изменения климата оказывают самое мощное влияние на смену ландшафтов», а проф. А. П. Ильинский (1933 : 3) отмечал: «ни один видовой признак не подвергается столь длительным и энергичным воздействиям человека, как ареал».

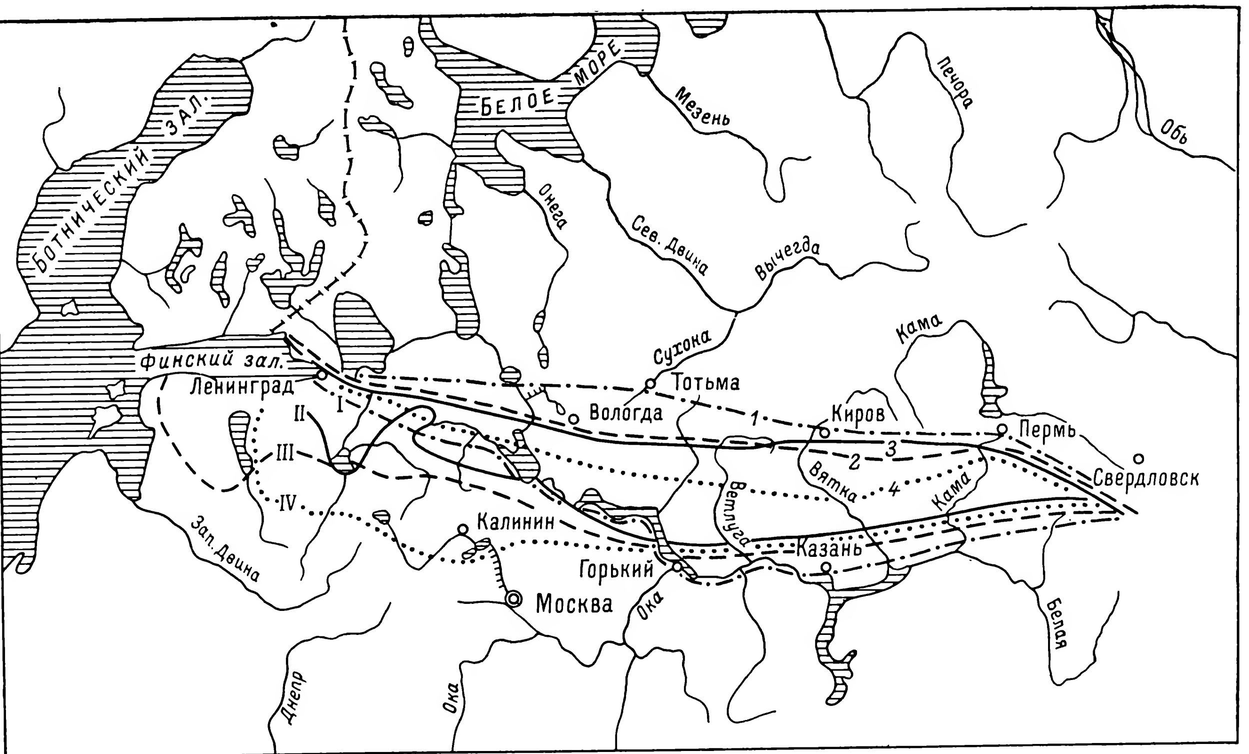


Рис. 1. Северная граница распространения дуба черешчатого по данным различных авторов.

1, *2*, *3*, *4* — предельно северная граница (*1* — по Траутфеттеру, 1849; *2* — по Кеппену, 1889; *3* — по Сукачеву, 1938; *4* — по Шиманюку, 1955). *I*, *II*, *III*, *IV* — граница распространения дуба по водораздельным пространствам (*I* — по Танфильеву, 1902; *II* — по Алехину, 1951; *III* — по «Геоботаническому районированию СССР», 1947; *IV* — по Курнаеву, 1957).

На полуострове, против впадения Свири в Ладожское озеро, дубняк был описан И. Ф. Шмальгаузеном (1872) и дубки существуют до сих пор (Ниценко, 1958, и его любезное письменное сообщение 1963 года). Таким образом, отмеченные пункты произрастания дуба не единичны и не случайны. Любопытно, что Дамбергом (1914) дуб был обнаружен у оз. Ланское, несколько севернее Тихвина, на широте 59°40′ с. ш. и определен как находящийся на «самой северной» границе его распространения.

Далее на восток, в Вологодской области, наиболее северным пунктом произрастания дуба является Ципина гора (в пределах Белозерско-Кирилловской гряды) и ее окрестности близ с. Ферапонтово Кирилловского района (почти 60° с. ш.), где дуб отмечен Колмовским (1898). В 1960 г. студентом С. П. Семяхиным, работавшим под нашим руководством, здесь вновь подтверждено наличие дуба.

Несколько южнее, в пойме р. Пельмша, левого притока Сухоны, также произрастает дуб. Здесь мастером леса Н. А. Мизгиревым было срублено дерево дуба, имевшее диаметр на высоте груди около 25 см. Наличие дуба вместе с вязом и липой отмечено Р. В. Бобровским (1957) на прирусловой пойме Окольной Сухоны и в устье рек Вологда, Дубянка, Лоста.

На той же широте, но западнее, за Череповцом, дуб обнаружен по р. Колпь и у ст. Уйта Е. Г. Бобровым. Бобров (1926 : 29) указывает, что виденные им дубки в районе ст. Уйта достигали небольшой высоты и были «больше похожи на кустарник, чем на деревья». Посетив этот район в 1960 г., мы нашли здесь на залуженных лесных расчистках крупные деревья дуба в возрасте 30—50 лет с тонким стволом. Некоторые из них, судя по возрасту, в 20-х годах, по-видимому, и напоминали кустарник. В пойме Колпи в колхозных лесах местами также встречены небольшие участки дубовых лесков. Дуб в некоторых из них достигал большого возраста и размеров, плодоносил, и желуди имели нормальные посевные качества. У Череповца дуб произрастал в пойме Шексны на острове, образованном Глухой Шексной, в настоящее время затопленном в самой северной оконечности Рыбинского водохранилища.

Таким образом, на широте Вологды и несколько севернее ее произрастание дуба не единично, а самое северное местообитание находится севернее Вологды на 75 км.

Далее на восток, следующим местонахождением дуба еще в пределах Вологодской области является р. Лундонга, которая, сливаясь с Кемой, образует Унжу. Южнее и юго-западнее указанного местонахождения дуба, т. е. в северо-западных и северных районах Костромской области, дуб произрастает по р. Костроме несколько выше Солигалича и по Унже у Кологрива (Белозеров, 1959).

Еще далее к востоку, в северо-восточном углу Костромской области, дуб растет по Ветлуге в самом северном ее течении (широта Пыщуга).

В пределах Кировской области дуб отмечен нами в колхозных лесах нижнего течения р. Моломы (правый приток Вятки), а в 8 км ниже ее впадения, в пойме Вятки, против Котельнича произрастает прекрасный дубовый лес, достигающий в центральной пойме производительности II бонитета. Вверх по Вятке дуб поднимается выше г. Кирова до впадения в нее Чепцы и по этой последней доходит до с. Ильинского (Поварницин, 1926; Фокин, 1930а).

По Каме дуб входит в пределы Пермской области, достигая наиболее высокой широты у с. Частые (Норин, 1954), расположенного несколько ниже (но не южнее) г. Оса. Здесь, при впадении в Каму рч. Северной, участки дуба были нами осмотрены в 1959 г. Дуб уже вырубался в целях подготовки к затоплению ложа водохранилища строящейся тогда Воткинской ГЭС. Деревья дуба не имели каких-либо признаков угнетенного роста или усыхания. Под пологом материнского древостоя имелись всходы и подрост дуба.

Далее, за Камой, наиболее северное местонахождение дуба относится к окрестностям с. Орда за р. Ирень (Кунгурский лесостепной остров).

Отсюда граница распространения дуба поворачивает на юго-восток по линии с. Сыра—г. Ачит (Свердловская обл.) к бассейну верхней Уфы и далее идет уже на юг в Челябинскую область.

В пределах Пермской и Свердловской областей, южнее отмеченной линии, и в бассейне верхней Уфы имеется довольно много островных дубняков близ населенных пунктов Нижние Иргины, Богородское, Дубровки, Озерки, Мосино, Русские Тавры, Петропавловское, Нижн. Серги и др. (Сюзев, 1910; Игошина, 1943; Крюгер, 1952; Норин, 1954; Полуяхтов, 1952, 1954).

Таким образом, если провести линию по крайним северным точкам нахождения дуба, то она пройдет с запада на восток следующим образом: г. Приозерск—устье Свири—г. Кириллов—верховье Унжи—самое северное течение Ветлуги—устье Чепцы—с. Частые (на Каме)—с. Орда (Пермской обл.)—Нижние Серги (Свердловской обл.).

Как видим, фактическая предельно северная граница ареала дуба проходит значительно севернее, нежели это принято обозначать в ботаникогеографической и лесоводственно-дендрологической литературе. В особенности это относится к западной половине границы.

Обратимся к выяснению северной границы распространения дубовых лесов по водораздельным (внепойменным) территориям.

На северо-западе ареала дуба сведения о местонахождении дуба и его спутников имеются у многих исследователей, кроме упомянутых выше (Антонов, 1889; Петухов, 1903; Ганешин, 1927; Борисова, 1934; Некрасова, 1959; Семенова-Тян-Шанская, 1960, и др.), и, в особенности, у Ю. Д. Цинзерлинга (1934).

В Ленинградской области границу распространения дуба по водоразделам следует, по-видимому, вести от Лужской губы. Здесь, восточнее устья Луги, З. Н. Смирнова (1928) описала оригинальные широколиственные леса, а еще восточнее, в районе с. Котлы (Силурийское плато), на полях совхоза «Котельский» произрастают дубовые лески-колки на щебневатом суглинке, подстилаемом известняком. Один из них нами описан в 1963 г., дуб III класса бонитета. Близ с. Велькотта Е. П. Матвеевой и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1960) описана дубовая роща, в которой дуб достигает высоты 20—25 м при 60—70 см в диаметре.

Охватывая Силурийское плато, граница идет к верховью р. Оредеж. По Оредежу она опускается на юг в обход Ильменско-Волховской низины, на которой дубовых лесов в плакорных условиях нет. Они отмечаются лишь на юго-востоке (несколько южнее г. Старая Русса) по гряде валунного наноса, расположенной между Полистью и Радьей — притоками Ловати, впадающей в южную оконечность оз. Ильмень (Прасолов, 1925).

Обойдя Ильменьское озеро, граница круто поднимается на северо-восток по западным склонам Валдайской возвышенности, на которой дубовые леса отмечались многократно.[1] К настоящему времени на Валдайской возвышенности сохранилось от этих лесов много небольших островных дубрав. Они закономерно приурочены к возвышенным элементам рельефа. Ф. М. Никишин (1939) насчитал и описал в районе севернее г. Валдая до Боровичей 23 дубравы. Севернее Боровичей, по нашему обследованию, дубняки встречаются в районе Любытино и еще севернее в направлении Неболчи по возвышенному расчлененному правобережью р. Мды, притока Мсты, — в колхозных лесах в окрестностях с. Кременичи. Восточнее они встречены и обследованы нами несколько севернее разъезда Теребутинец и южнее ст. Анциферово. Севернее, по водоразделу рек Сясь и Чагода, дуб встречается в районе Бокситогорска. Таким образом, по Валдайской возвышенности дубняки проникают далеко на север, образуя языковидный выступ.

---

[1] Еще 200 лет назад (1771 г.) С. Г. Гмелин в своем «Путешествии по России», писал, что здесь «дубу растет. . . множество, а сосняку и ельнику не так много попадается» (цит. по: Турчанович, 1950). А еще ранее (1731 г.) при описании корабельных лесов и составлении на них ландкарт оказалось: «в Новгородской губернии дубовые и сосновые леса» (там же).

По восточной стороне Валдайской возвышенности граница распространения дубняков возвращается на юг до конечно-моренной гряды и далее идет по ней на восток (несколько севернее Бежецка, Калининской области — села: Покров-Коноплино, Гостиница, Сундуки и др.), пересекая Волгу у Углича (Ильинский, 1939). От Углича она направляется к Благовещенскому и Лаврентьевскому холмам (10—20 км южнее с. Курба), пересекает ж. д. Ярославль—Москва между станциями Козьмодемьянск—Коромыслово (Шаханин, 1945) и направляется южнее Нерехты и Кинешмы к Волге.

Пересекая здесь Волгу вторично, граница идет на восток к р. Ветлуге, где дуб отмечен В. Чарнецким (1892), а затем А. Э. Жадовским (1915) в Тоншаевском районе в 80 км юго-восточнее г. Ветлуги (Ашкатская дача Тоншаевского лесничества) и севернее Тоншаева в Пижемской даче Вахтано-Пижемского лесничества. Наличие дуба подтвердила здесь Нижегородская геоботаническая экспедиция, сотрудники которой встречали дуб до метра и более в обхвате (Алехин, 1935).

Отсюда граница направляется на юго-восток к с. Шаранга, расположенному почти на стыке Горьковской и Кировской областей, где нами отмечен и обследован дубовый лес II и III классов бонитета (Денисов, 1961), вполне успешно возобновляющийся. Далее граница проходит несколько южнее Санчурска (Кировская область) и в юго-восточном направлении вступает в Марийскую АССР в район г. Йошкар-Олы. Здесь дубняки хорошо развиты и послужили для сообщений об их генезисе (Денисов, 1948, 1965).

От Йошкар-Олы граница поднимается на северо-восток в направлении селений Мари-Турек—Билямор, достигая наиболее северного положения в зоне Вятско-Марийского вала, сложенного пермскими известняками и мергелями. Здесь как бы в миниатюре повторяется то, что наблюдалось на Валдайской возвышенности.

От Билямора граница распространения дуба опускается к юго-востоку, вновь входит в пределы Кировской области, и в направлении Рожки-Сотнур пересекает р. Вятку несколько севернее г. Малмыжа. За Сотнуром граница входит в Удмуртскую АССР и, держась несколько севернее ж.-д. станций Люга, Сюгинск, Агрыз (Поварницин, 1926; Фокин, 1930б), продлевается к Воткинску (Норин, 1954). От Воткинска граница распространения внепойменных дубняков идет в закамье в направлении южнее с. Барда Пермской области к верховью р. Тулва. Отсюда граница круто поднимается на северо-восток к с. Орда за р. Ирень (Кунгурский лесостепной остров), где и сливается с предельной северной границей распространения дуба. Далее она опускается на юго-восток, как уже указывалось, в направлении с. Сыра—г. Ачит, образуя, таким образом, выступ, направленный на север в сторону г. Кунгура. Следовательно, в предгорьях Урала существует только одна северная граница дуба. Это связано, надо полагать, с полугорным характером рек, не имеющих хорошо развитых пойм, с одной стороны, и с более богатыми почвами междуречий, с другой.

Таковы в настоящее время пределы произрастания дубняков по пойменным и внепойменным условиям местообитания на севере ареала дуба черешчатого. Перейдем к рассмотрению их динамики за агрикультурное время.

По данным географии, климатологии и почвоведения (Майков, 1874; Докучаев, 1936; Берг, 1947б, и др.), историческое время не сопровождалось изменением климата. Следовательно, за агрикультурное время динамика ареала дуба тем более могла вызываться лишь эдафическими, биотическими и антропогенными причинами. Однако эдафический фактор при отсутствии изменений климата, относительном постоянстве растительности (уже сложившихся зон) и геоморфологических условий не мог за рассматриваемый период являться определяющим в динамике северных границ ареала дуба. Таким образом, возможные смещения границ могли

вызываться в основном биотическими (главным образом фитоценотическими) и антропогенными условиями.

Воздействие человека на природу рассматриваемой полосы имеет, разумеется, давний и разнообразный характер, но с особой силой оно проявилось в процессе земледельческого освоения территорий. Начало этого процесса для полосы контакта южнотаежных и смешанных лесов относится к X—XII векам (Ключевский, 1956).

Какие же изменения претерпели северные пределы распространения дуба за 800—1000 лет?

Решение этого вопроса встречает большие затруднения. Ботанико-географический метод не может дать вполне точных свидетельств былого распространения дуба как потому, что многие виды неморальной флоры имеют достаточно широкую экологическую амплитуду, так и вследствие отсутствия многих из них в экстразональных условиях вообще. Возможности почвенно-географического метода ограничиваются отсутствием достаточно подробной почвенной съемки и могут свидетельствовать лишь вообще о наличии широколиственных (не обязательно дубовых) лесов в прошлом без достаточно твердой хронологии.

Поэтому для решения поставленной задачи мы обратились к исследованию непосредственных следов пребывания дуба в том или ином районе в прошлом. При этом были использованы: метод топонимики, историко-литературные данные, сведения о выделении корабельных лесов, прямой учет встречаемости отдельных деревьев дуба (или их остатков) среди распаханных полей [1] и обследование мольбищ [2] (для смежных районов Кировской области и Марийской АССР).

Топонимический метод давал материал для суждения о самой предельно северной границе обитания дуба. Другие приемы позволяли судить о динамике границы дуба по водораздельным пространствам, так как эта граница, располагаясь южнее, не могла быть отражена данными топонимики, рассеянными по всей области распространения дуба.

Топонимическими терминами являются названия населенных пунктов, рек, холмов и т. п. с корнем «дуб»: «Дубцы», «Поддубное» и т. п., а также двухкоренные собственные имена существительные, например «Дубосеково», «Дубовязовка» и пр. Несомненно такие названия, возникавшие в момент заселения территорий, отражали то наиболее существенное, что имелось к этому моменту в окружающей природе. В ботаникогеографической литературе известны многие факты использования топонимики (Марек, 1913; Иванов, 1918; Любимова, 1962, и др.), и ее применение все расширяется.[3]

Однако имеются и критические замечания по использованию топонимического материала. П. В. Сюзев (1910) указывает, что на Урале «дубровой» принято называть вообще старые лиственные тенистые рощи. А. В. Суперанская (1962) замечает, что географические названия часто связаны с именами первопоселенцев и прозвищами, а не с природными особенностями заселяемого края.

Проверка связи между ареалом дуба и терминами с корнем «дуб» (выборкой из Большого атласа мира Маркса [1905] всех топонимов, относящихся ко всей России) показала, что из 127 топонимов 123 относятся к Европейской России и только 4 переходят Урал, т. е. за пределы ареала дуба. Из них 2 расположены в восточном предуралье (действительно «дубровы») и 2 в Сибири — «Дубровские».

Используя затем дополнительно Атлас СССР (1956) с отбраковкой названий указанных форм, мы нанесли топонимы с корнем «дуб» и ареал

[1] Отдельные деревья дуба, учитывая долговечность его, дают свидетельства, восходящие к 350—400-летней давности.

[2] Мольбище — молитвенная священная роща марийцев, служившая в прошлом для отправления религиозных обрядов; растительность в ней строго сохранялась.

[3] Топонимика получает применение и в работах историков, так как топонимические суффиксы, массово повторяясь на карте, могут стать своего рода «мечеными атомами», отмечающими пути миграции населения (Никонов, 1962). Топонимика помогает изучать древние водные пути и пр.

дуба на карту. Связь выявилась несомненная и согласующаяся с данными Е. Л. Любимовой (1962). Обращает на себя внимание слабая насыщенность топонимами Среднего Поволжья и лесостепной территории между Волгой и Уралом, где как раз распространены дубравы. Но и это показательно: коренное население здесь составляли нерусские народности. В степной полосе редкие топонимы приурочены к рекам, а затем совершенно исчезают, чтобы в предгорьях Сев. Кавказа появиться вновь (рис. 2).

Дополнив полученные данные топонимами, взятыми из крупномасштабных карт областей интересующей нас полосы, мы получили представление о северной доагрикультурной границе дуба.

Граница эта совершенно неожиданно легла на карту в непосредственной близости к современной предельно северной границе распространения дуба, как она показана только что. В районе Ладожского озера, Вологодской и Кировской областей доагрикультурная граница проходит севернее лишь на 40—60 км, а далее к востоку расхождение еще более уменьшается.

На этой же карте нами показана граница распространения дуба в примитивной культуре (посадки в садах, парках, улицах, усадьбах, палисадниках), дающей вызревающие желуди. Она наложена на карту на основе массового анкетного опроса горзеленхозов, трестов благоустройства, городских и поселковых советов. Граница простирается по линии: г. Сортавала Карельской АССР—г. Каргополь Архангельской обл.—гора Чермоз Пермской обл., поднявшись до 4° севернее границы естественного распространения дуба по водоразделам.

Исследование смещения северной границы распространения дуба в водораздельных условиях проводилось на основе непосредственного обследования и было ограничено районом с более поздним сельскохозяйственным освоением территории с тем, чтобы следы былого произрастания дуба оказывались наиболее свежими.

Согласно данным изучения динамики состава земельных угодий, изложенным в работе М. А. Цветкова (1957), рост пахотных земель в губерниях интересующей нас полосы шел следующим образом (см. таблицу; выборки и расчет соотношений наш).

Характеристика роста пахотных земель за XVII—XIX вв. в различных губерниях с северной границей распространения дуба и (для сравнения) в Московской и Владимирской

Губернии	Площади пашни по периодам (в тыс. га и в процентах)					
	1696 г.		период генерального межевания		1887 г.	
	тыс. га	%	тыс. га	%	тыс. га	%
Вологодская	403	100	846	209	926	229
Новгородская	771	100	1235	160	1432	185
Тверская	588	100	1698	288	1797	305
Ярославская	1057	100	1122	106	958	91
Костромская	581	100	1691	291	1557	268
Вятская	937	100	3181	338	5240	558
Пермская	1328	100	2790	210	4118	308
Владимирская	1603	100	1837	114	1739	108
Московская	1182	100	1282	108	1049	89

Из таблицы видно, что во Владимирской, Московской и Ярославской губерниях в конце XVII в. годные для пахоты земли уже были в основном использованы полностью, а с момента генерального межевания и до конца XIX в. произошло даже некоторое уменьшение пашни. В Вологодской, Новгородской, Тверской и Костромской губерниях происходил бурный рост пахотных земель до генерального межевания, после чего приращение оказывается незначительным (в Костромской губ. запашки даже сокращаются). В Пермской и, особенно, в Вятской губерниях проис-

ходит исключительно сильное нарастание площадей пашни до конца XIX в., свидетельствуя о продолжающемся заселении края и переводе лесных земель в пахотные. На это же указывает и островной характер современных лесов (рис. 3) южной части Кировской области (залесенность смежных областей для большей четкости схематической карты не показана). Поэтому для решения поставленного вопроса наилучшим объектом была признана южная половина Кировской области и пограничные ей с юга районы Марийской АССР, входившие ранее в состав Вятской губернии.

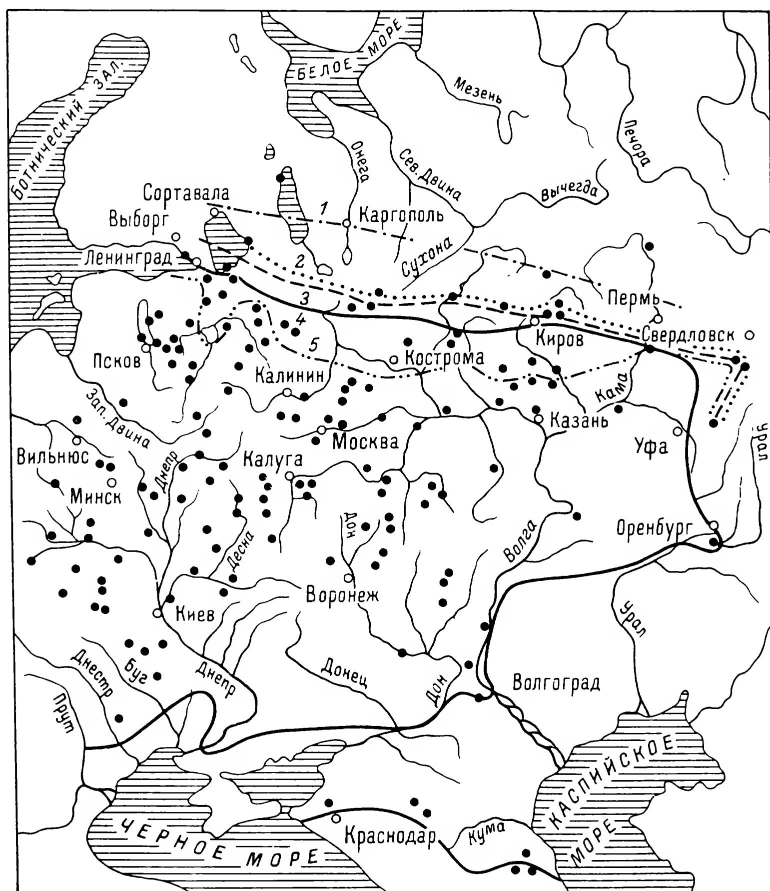


Рис. 2. **Топонимы с корнем «дуб» (черные кружки), ареал дуба черешчатого по Сукачеву (*4*) и северные границы распространения дуба.**

1 — в культуре, дающей вызревающие желуди (известной в настоящее время); *2* — к началу агрикультурного периода; *3* — предельно северная современная; *5* — по водоразделам современная.

На основании маршрутных обследований, всех собранных на месте сведений, материалов геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции (Фокин, 1930а, б), лесоводственных и ботанических работ (Полонский, 1877; Левитский, 1881; Крылов, 1885; Станков, 1929; Назаров, 1929; Алехин, 1935) и исторических данных (Филимонов, 1886; Кириков, 1966) устанавливается, что прежняя (восстановленная) граница дуба в плакорных условиях шла следующим образом: она вступала в Вятскую губернию из Костромской под 58° с. ш., шла в направлении селений Б. Кугунур (левобережье Пижмы)—севернее Татаурова (поднимаясь в районе Вятского вала)—Бараниха—Шарапова и уходила в современную Удмуртскую АССР примерно под 57°30′ с. ш., на территорию бывшего Глазовского уезда, где между реками Итой и Воткой в конце XVIII в. дуб отмечался в числе главных пород строевого леса (Кириков, 1966).

Сопоставление этой границы с современной, показанной выше, обнаруживает, что к настоящему времени граница распространения дуба по внепойменным местообитаниям оставила юго-западные районы Кировской области и вошла в Марийскую АССР (рис. 3), переместившись на юг более чем на один градус широты (до 150 км).

Процесс смещения на юг северной внепойменной границы распространения дуба не локален. Он свойствен границе на всем ее протяжении. Причинами его является давнее использование ценной древесины дуба человеком без мер его восстановления и обращение земель, занятых дубом, вследствие их большого плодородия, под пашню. Не останавливаясь на этом общеизвестном явлении, отметим лишь его масштабы: переложная система земледелия достигала уровня, когда на 1 десятину пашни приходилось до 56 десятин перелога.[1] Это создавало прекрасную обстановку для смены пород: массового расселения березы, осины и серой ольхи (на западе) на запущенных пашнях, точнее на месте широколиственных лесов. Затем появлялся подсед ели (более сильного эдификатора) и возвращение дуба становилось затруднительным или даже невозможным.

Смещение на юг северной границы распространения внепойменных дубняков под влиянием производственной деятельности человека происходит и ныне. В частности, в Марийской АССР, куда, как было отмечено выше, переместилась граница, остается уже немного небольших очагов произрастания дуба. Если не будут приняты меры, направленные на ведение рационального хозяйства в остаточных дубравах, граница отодвинется еще дальше на юг и достигнет Волги, т. е. выйдет к зональной границе лесостепи, отойдя от доагрикультурной границы распространения дуба по внепойменным местообитаниям на 200—250 км.

Замена дубовых лесов сельскохозяйственными землями, если при этом не возникает эрозия почвы, не снижается лесистость ниже оптимальных размеров и надлежащим образом используются бывшие лесные площади, есть переход к более интенсивным формам хозяйства, но выпадение дуба из состава лесов является не чем иным, как обесценением лесного фонда нашей страны.

Из всего изложенного вытекают следующие выводы.

1. Сведения о северных рубежах ареала дуба черешчатого отличаются значительной противоречивостью. Исходя из современных данных, устанавливается, что предельно северная граница распространения дуба проходит в западной ее половине значительно севернее, нежели это отмечалось в литературе до сих пор.

2. Современный предельно северный рубеж естественного произрастания дуба проходит практически там же, где он простирался и в начале агрикультурного времени (для полосы контакта смешанных лесов и южной тайги — 800—1000 лет тому назад), при сокращении площадей, занятых дубом.

3. Последнее обстоятельство, а также показатели роста и процесса возобновления дуба заставляют считать северные границы его ареала биологически и экологически относительно устойчивыми.

4. В связи со сказанным следует критически отнестись к распространенному мнению о все продолжающемся вытеснении дуба елью. Если бы это было так, то за агрикультурный период, когда минуло много поколений дуба, убыстренно сменяемых рубками, он под двойным натиском воздействий (антропогенных и фитогенных) оставил бы свои северные пределы. Смена дуба елью, действительно протекавшая в прошлом под влиянием изменяющихся климатических и почвенно-гидрологических условий, закончилась вслед за относительной стабилизацией климата. И, насколько это зависит от биологических свойств столкнувшихся эди-

[1] По материалам писцовых книг В. О. Ключевский (1957 : 289) указывает, что в центральных областях и на псковско-новгородском северо-западе перелог решительно перерастал «пашню пахануя». Так, в вотчинах приходилась десятина пашни на 2—6 десятин перелога, в поместьях — на 12—29 десятин, на монастырских землях — на 1—14 десятин, а на землях архиерейских — даже на 4—56 десятин.

фикаторов и экологических условий, дубовые и еловые леса заняли площади с соответствующими элементами геоморфологии и рельефа, первые — водоразделы, верхние части склонов и поймы рек, вторые — нижние части водоразделов и равнины. С началом агрикультурного периода связано сокращение площадей дубовых лесов и новая экспансия ели по перелогам. Следует считать верным для периода переложного земледелия предположение А. П. Ильинского (1939 : 306) о том, что «вытеснение дуба елью происходило не непосредственно, а через фазы пашня—перелог».[1]

5. За агрикультурное время происходит энергичное антропогенное смещение северной границы дубовых лесов по внепойменным местообитаниям на юг; размер смещения превысил 1° географической широты. Одновременно под тем же влиянием совершается перемещение дуба (в культуре отдельных деревьев) далеко на север. Расстояние между современным естественным распространением дуба по внепойменным местообитаниям и его искусственным распространением в примитивных культурах, обеспечивающих потомство, достигает 4° широты. Это обстоятельство указывает на значительные возможности, которые могут быть использованы при решении различных практических лесохозяйственных, лесоводственно-дендрологических и флористических вопросов.

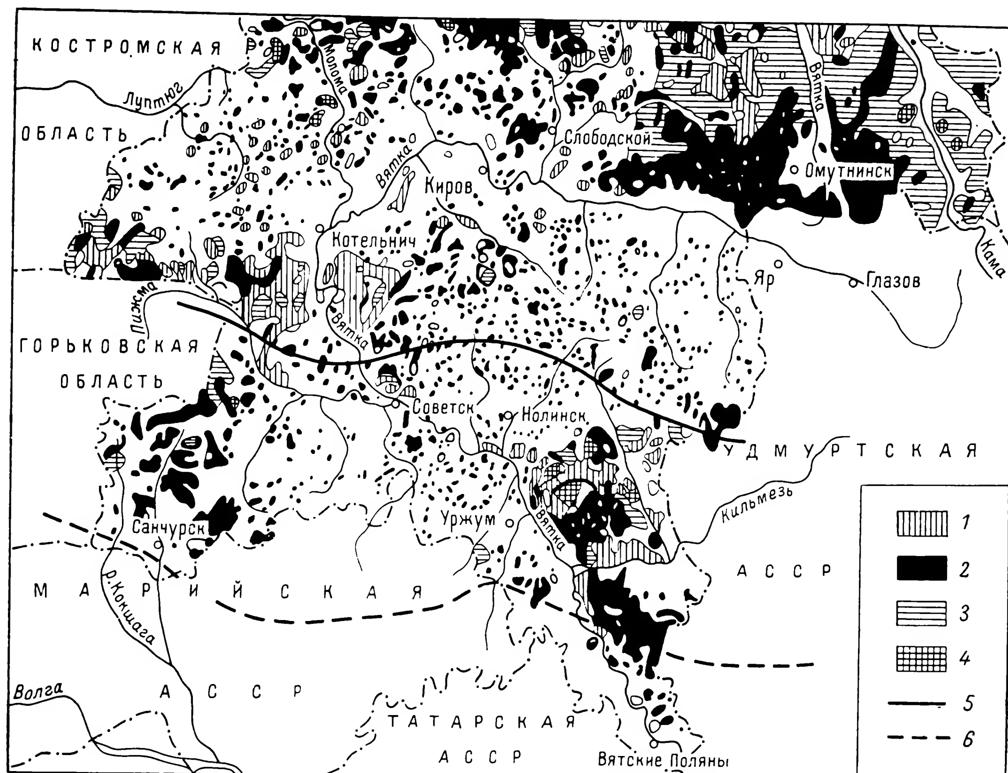


Рис. 3. Схематическая карта смещения за агрикультурное время северной границы распространения дуба по водоразделам в сопредельном районе Кировской области и Марийской АССР.

Леса: *1* — сосновые, *2* — еловые, *3* — березовые и *4* — осиновые; *границы распространения дуба*: *5* — восстановленная и *6* — современная.

6. Расстояние между границами распространения дуба в поймах рек и по внепойменным местообитаниям за агрикультурное время увеличилось и продолжает увеличиваться ныне. Это связано с более энергичным

[1] Преимущественно через содействие пород-пионеров — осины, березы, серой ольхи, а не прямым заселением заброшенных пашен елью, как полагал Ильинский.

проявлением антропогенных воздействий при распашке земель (внепойменные территории) по сравнению с луговым хозяйством (поймы).

7. Отмеченные две границы свойственны лишь Русской равнине. В предгорьях Урала обе границы сходятся, по-видимому, как вследствие полугорного характера рек, не имеющих хорошо развитых пойм, так и благодаря более высокому плодородию почв междуречий.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1935). Объяснительная записка к геоботанической карте Нижегородской губернии. — Алехин В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. — Алехин В. В. (1957). География растений. — Антонов А. А. (1889). Материалы к флоре Новгородской губернии. Тр. Общ. естествоисп., 19. — Белозеров П. И. (1959). Растительность Костромской области и ее использование. — Берг Л. С. (1947а). Географические зоны Советского Союза. — Берг Л. С. (1947б). Климат и жизнь. — Бобров Е. Г. (1926). О северной границе дуба в Череповецкой губернии. Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 1. — Бобровский Р. В. (1957). Растительный покров. В сб.: Природа Вологодской области. — Борисова А. Г. (1934). Некоторые данные о дубе на северо-западе Ленинградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, I. — Ганешин С. С. (1927). О реликтовом характере лесов некоторых естественноисторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии. Юбил. сб., посвящ. И. П. Бородину. — Геоботаническое районирование СССР. (1947). Тр. Комиссии по естественноисторическому районированию СССР, 1, 2. — Дамберг Э. Ф. (1914). Дуб крайней северной границы его распространения. Лесной журн., I. — Денисов А. К. (1948). К генезису пойменных дубняков южной тайги. Докл АН СССР, LXI, 2. — Денисов А. К. (1961). Рост и продуктивность дубрав на пределе их распространения в Кировской области. Сб. трудов Поволжского лесотехнического инст., 55. — Денисов А. К. (1965). Возрастная структура и развитие девственных дубрав. Изв. высш. уч. завед., «Лесной журнал», 5. — Деревья и кустарники СССР. (1951). II. — Докучаев В. В. (1936). Наши степи прежде и теперь. — Жадовский А. Э. (1915). К флоре Ветлужского края. Отчет о бот. экскурсиях летом 1914 г. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 4. — Иванов Л. А. (1918). Заметки о северной границе распространения дуба. Лесной журн., 6—8. — Игошина К. П. (1943). Остатки широколиственных ценозов среди пихтово-еловой тайги Среднего Урала. Бот. журн., 28, 4. — Ильинский А. П. (1933). Ареал и его динамика. Сов. бот., 5. — Ильинский А. П. (1939). К вопросу о северной границе хвойно-широколиственных лесов в европейской части РСФСР. Сб., посвящ. В. Л. Комарову. — Кириков С. В. (1966). Промысловые животные, природная среда и человек. — Ключевский В. О. (1956). Сочинения, 1. — Ключевский В. О. (1957). Сочинения, 2. — Колмовский А. И. (1898). Материалы к флоре Кирилловского уезда Новгородской губернии. Тр. С.-Петербургск. общ. естествоисп., XXVIII, 3. — Коржинский С. (1891). Фитотопографические исследования в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., XXII, 6. — Красноруцкая А. А. (1927). Очерк растительности центральной части Лодейнопольского уезда. Тр. Ленингр. общ. изуч. местного края, 1. — Крылов П. Н. (1885). К флоре Вятской губернии. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 14, 1. — Крюгер В. А. (1952). О зональном распределении растительности поймы р. Камы. Бот. журн., 37, 3. — Курнаев С. Ф. (1958). Лесорастительное районирование подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР. — Левитский. (1881). Лесные промыслы Царевококшайского уезда. Лесной журн., 1. — Лосицкий К. Б. (1963). Восстановление дубрав. — Любимова Е. Л. (1962). О распространении широколиственных пород на Русской равнине. В сб.: Исследования географии природных ресурсов. — Майков Л. (1874). Заметки по географии древней Руси. — Марек Р. (1913). Человек и лес. Природа, 12. — Матвеева Е. П. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1960). Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Морозов Г. Ф. (1928). Учение о лесе. — Назаров М. И. (1929). Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 году. — Некрасова В. Л. (1959). Флора города Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей в XVIII веке. Бот. журн., 44, 2. — Никишин Ф. М. (1939). Распространение дуба и его характерных спутников в юго-восточной части Ленинградской области. Уч. зап. Ленингр. пед. инст., 25. — Никонов В. А. (1962). Славянский топонимический тип. В сб.: Вопросы географии, 58. — Ниценко А. А. (1958). К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзоны в пределах Ленинградской области. Бот. журн., 43, 5. — Ниценко А. А. (1959). Очерки растительности Ленинградской области. — Норин Б. Н. (1954). Некоторые данные о произрастании дуба в Западном Предуралье. Бот. журн., 39, 3. — Петухов К. (1903). Дуб в Вологодской губернии. Лесопромышл. вестник, 45. — Поварницин В. А. (1926). О северной границе дуба, орешника и клена в пределах бывшей Вятской губернии. Лесоведение и лесоводство, I. — Полонский Ф. (1877). Лесохозяйственные заметки по Вятской губернии.

Лесной журн., 2. — Полуяхтов К. К. (1952). Дубравы Свердловской области. Лесное хозяйство, 12. — Полуяхтов К. К. (1954). Биологические особенности дуба летнего на восточной границе его распространения. Тр. Инст. леса, XVII. — Прасолов Л. (1925). Почвы заливных лугов по берегам р. Волхова и оз. Ильменя. Матер. по исследов. реки Волхова и его бассейна, IV. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960). Картосхема растительности Ленинградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Смирнова З. Н. (1928). Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. Тр. Петергофск. ест.-научн. инст., V. — Станков С. С. (1929). Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1928 году. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Суперанская А. В. (1962). Против упрощения в топонимике. В сб.: Вопросы географии, 58. — Сюзев П. В. (1910). Северная граница распространения дуба в Пермской губернии. Зап. Уральского общ. любителей естествознания, XXX. — Танфильев Г. (1902). Полярные пределы дуба в России. Изв. С.-Петербургского бот. сада, II, 2. — Турчанович Л. Ф. (1950). Леса европейской части СССР в прошлом (историко-географический очерк). Землеведение. Сб. Моск. общ. испыт. природы, III. — Филимонов. (1886). Материалы по статистике Вятской губернии, I. Малмыжский уезд. — Фокин А. Д. (1930а). Три года работы геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции. — Фокин А. Д. (1930б). Северная граница плакорного дуба и орешника в Вятской губернии. Почв. исследов. Вятской губ. (1926—1929), бюллетень 2. — Цветков М. А. (1957). Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. — Цинзерлинг Ю. Д. (1934). География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. геоморфолог. инст. АН СССР, 4. — Чарнецкий В. (1892—1893). Из Костромской губернии. (Пределы распространения дуба). Русское лесное дело, 12. — Чеведаев А. А. (1963). Дуб, его свойства и значение. — Шаханин Н. И. (1945). Ботанико-географическая характеристика Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., VI. — Шиманюк А. Н. (1955). Естественное возобновление на концентрированных вырубках. — Шмальгаузен И. Ф. (1872). Отчет об экскурсиях, проведенных по Новоладожскому уезду в лето 1871 г. Тр. СПб. общ. естествоисп., 3. — Köppen Fr. Th. (1889). Geographische Verbreitung der Holzgewächse der Europaischen Russlands, II. — Trautvetter E. R. (1849). Die pflanzengeographischen Verhältnisse des europäischen Russlands, I und II.

Использованные картографические материалы: Большой Всемирный Атлас Мира, 1905; Атлас СССР, 1956; Карта лесов СССР, 1953—1955; карты областей и республик: Ленинградской, Вологодской, Костромской, Марийской, Удмуртской, Пермской и Свердловской.

Марийский политехнический институт,
Йошкар-Ола.

(Получено 26 VI 1969).

SUMMARY

The folowing recent northern limits of the distribution of *Quercus pedunculata* Ehrh. in the U. S. S. R. are established: the natural extreme northern limit (most frequently in flood-plains of rivers), the natural limits in watersheds, the northern limit of specimens planted and primitively cultivated in gardens, along streets etc.

The northern limit preceding immediately the beginning of the agricultural time is also determined.

The comparison of these limits elucidates the dynamics of the distribution area of *Q. pedunculata* and shows the geographical limits of phytocoenotical and biological stability of this oak in the northern part of its distribution area.

УДК 581.331.2 : 582.998 (47)

В. В. Культина

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ВИДОВ *HELIANTHEMUM* ADANS., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

С 2 рисунками и 4 таблицами рисунков

V. V. KULTINA. POLLEN MORPHOLOGY IN THE SPECIES OF *HELIANTHEMUM* ADANS. GROWING IN THE SOVIET UNION

Задачей нашего исследования является главным образом выяснение вопроса, различаются ли виды *Helianthemum* по пыльце. Этот вопрос представляет определенный интерес как для целей палеофлористики, так и для систематики.

Некоторые сведения о морфологии рецентной пыльцы этого рода можно найти в работах Иверсена (Iversen, 1944), Эрдтмана и его соавторов (Эрдтман, 1956; Erdtman и др., 1961), Жан и Понса (Jean et Pons, 1962, 1963), Хейдакера (Heydacker, 1963 г.). В ископаемом состоянии пыльцу *Helianthemum* отмечают Иверсен (1944), Эрдтман (Erdtman, 1949), Франкс и Пенингтон (Franks a. Pennington, 1961), Проктор (Proctor, 1958; Proctor a. Lambert, 1961), Е. Н. Ананова (1965), Ананова и В. В. Культина (1965), Г. Масицка (1965).

Иверсен (1944) указывает, что в позднеледниковых отложениях Дании им были встречены пыльцевые зерна *Helianthemum*, которые он определяет как *H. oelandicum*. Эрдтманом (1949) пыльца *H. oelandicum* и *H. canum* найдена в позднеледниковых отложениях Швеции у Омберга (Omberg), причем в позднеледниковом спектре она составляет 0.2—0.5%, а в современном — 1.5%. *Helianthemum* sp. Франкс и Пенингтон (1961) отмечают для позднеледниковых отложений Англии (севернее Ланкашира). Для позднеледниковых отложений Англии Проктор (1958, 1961) отмечает три вида: *H. chamaecistus* Mill., *H. apenninum* (L.) Mell., *H. canum* (L.) Baumg., которые в настоящее время в своем распространении очень ограничены.

Пыльца *Helianthemum* встречается и в межледниковых отложениях. Ватс (Watts, 1959) отмечает *H. chamaecistus* в межледниковых (эльстер—заале) отложениях Килбега и Ньютауна (Kilbeg and Newtown). Ананова (1964 г.) обнаружила пыльцу *Helianthemum* sp. в межледниковых (оксcко-днепровских) отложениях Белоруссии. В озерных межледниковых осадках лихвинского стратотипа были также отмечены пыльцевые зерна *Helianthemum* sp. (Ананова, Культина, 1965 г.). Важно отметить, что, по мнению ряда исследователей (Langa, 1951 г.; Proctor, 1958; Proctor a. Lanbert, 1961), *Helianthemum* является одним из наиболее постоянных и характерных компонентов пыльцевых типов позднеледниковых пыльцевых флор больших частей Западной и Центральной Европы, но он почти полностью отсутствует в списках послеледникового периода.

В ископаемых спектрах пыльца видов *Helianthemum* появляется в большинстве местонахождений в небольших количествах, хотя часто количество ее достигает 5%. В отдельных спектрах количество пыльцы *Helianthemum* может достигать 20% и более от недревесной пыльцы. Проктор (1958) отмечает, что для нижнего дриаса юго-западной Германии (ФРГ)

Ланге приводит спектр, где *Helianthemum* составляет 20%, *Cyperaceae* — 16% и лишь 7% дают *Gramineae*. По мнению Проктора и Ламберта (1961), подобное соотношение является наиболее близким к современным пробам из Бриан Даун (Brean Dawn, Англия) и наводит на мысль о сообществе, в котором *Carex* (возможно, *C. humilis*) и *Helianthemum* были содоминантами, а другие травы играли подчиненную роль.

Род *Helianthemum* объединяет около 80 видов. Центр распространения рода находится в южной части Средиземноморской области (Канарские острова, Марокко, Алжир, Тунис, Ливия, Египет, Сирия, Палестина, Балеарские острова, Испания). Область распространения его простирается от островов Зеленого мыса (*H. gorgonium* Webb.) на север — в Среднюю и Северную Европу, доходя вплоть до юга Кольского полуострова и севера Архангельской области, а на востоке достигает Джунгарского Алатау и Центрального Тянь-Шаня (*H. soongoricum*). Весьма немногочисленны представители рода в Северной Америке; в Южной Америке обитает лишь один вид (*H. strikeri* Gross.).

Все виды — полукустарники или травы, как многолетние, так и однолетние.

На территории СССР, по данным С. В. Юзепчука (1949), произрастает 17 видов *Helianthemum*, из них 16 приурочены к европейской части Советского Союза и Кавказу. Только один вид (*H. soongoricum*) распространен восточнее (Дж.-Тарб., Тянь-Шань, Памиро-Алай). На равнинах европейской части СССР произрастает лишь 5 видов, а на Кавказе и в Крыму — 13 видов. 2 вида (*H. hirsutum* и *H. nummularium*) являются общими для Крыма, Кавказа и равнин европейской части Союза. 5 видов — *H. hirsutum*, *H. grandiflorum*, *H. nummularium*, *H. salicifolium*, *H. orientale* — общие для флоры Крыма и Кавказа. 4 вида — *H. stevenii* Rupr. (Крым), *H. dagestanicum* Rupr., *H. ciscaucasicum* Juz. et Pozd., *H. georgicum* Juz. et Pozd., (Кавказ) несомненно эндемичны для флоры Советского Союза. Остальные, произрастающие в Крыму и на Кавказе виды, кроме названных выше эндемов, широко распространены в восточной части Средиземноморской области. Местообитания *Helianthemum* — сухие, освещенные солнцем склоны холмов и гор, меловые и песчаные обнажения; только немногие виды предпочитают тенистые места гор или альпийские луга — *H. alpestre*, *H. buschii*, *H. grandiflorum*, *H. nummularium*, *H. tomentosum*.

Нами исследована пыльца 15 видов, и только 2 вида (*H. georgicum* Juz. et Pozd. и *H. buschii* [Palib.] Juz. et Pozd.) не исследовались из-за отсутствия материала по ним.

Пыльца обрабатывалась ацетолизным методом, измерения произведены при помощи винтового окулярмикрометра МВО-15. Пыльцевые зерна всех исследованных видов сфотографированы в трех положениях (два экваториальных, одно полярное), что дает возможность составить наглядное представление о морфологических особенностях пыльцы каждого вида. Микрофотографии выполнены при увеличении 1000.

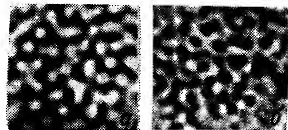


Рис. 1.

а — деталь экзины пыльцевого зерна *Helianthemum*, поднятый тубус (увел. 2000); *б* — деталь экзины, опущенный тубус (увел. 2000).

РОД *HELIANTHEMUM* ADANS.

Д и а г н о з. Пыльцевые зерна меридионально-трехборозднооровые, продолговато-сфероидальные, редко почти сфероидальные (*H. dagestanicum*). Полярная ось (*P*) 35—55 μ, экваториальный диаметр (*E*) 27—48 μ. *P*/*E* 1.10—1.48. Борозды более или менее длинные, края их отчетливо очерчены. Апокольпиум 5—18 μ. Оры округлые, либо удлиненные, продольно или поперечно вытянутые. Экзина толстая — до 4 μ, двухслойная. У большинства видов подрода *Plectilobum* экзина одинаковой толщины на экваторе и у полюсов. У видов подрода *Ortolobum* экзина на экваторе почти в 2 раза толще, чем у полюсов. Слой нэкзины тонкий, светлый, одинаковой толщины по всему сечению зерна. Сэкзина довольно толстая, бакулярная, в плане мелкосетчатая, при опускании тубуса — зернистая (рис. 1).

У большинства видов ячеи сетки более или менее заметно ориентированы в меридиональном направлении (табл. II, *16*; табл. III, *35*). Эндо-

сэкзина по толщине почти равна нэкзине в центральной части мезокольпиумов, к бороздам и орам она заметно утоньшается или вообще выклинивается. У отдельных же видов (*H. dagestanicum*, *H. ledifolium*) эндосэкзина в области ор резко утолщается, образуя разрыхленный, мезоэкзинный слой (Куприянова, 1956). Эктосэкзина значительно толще эндосэкзины. Тегиллум тонкий. Край пыльцевых зерен ровный, реже слегка зазубренный (*H. nummularium*, *H. arcticum*, *H. ledifolium*) (рис. 2).

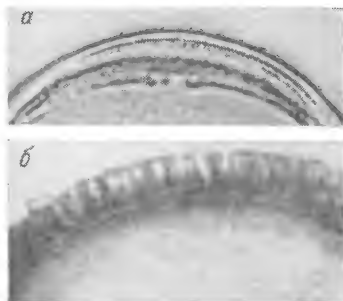


Рис. 2.

а — деталь края пыльцевого зерна *Helianthemum alpestre*; *б* — деталь края пыльцевого зерна *Helianthemum ledifolium*.

ПОДРОД 1. *ORTHOLOBUM* WILLK.

Секция *Nelianthemum* Dunal in DC.

H. dagestanicum Rupr.

(Табл. I, *1—3*)

Диагноз. Пыльцевые зерна широкоэллипсоидальные, почти сфероидальные, *P/E* 1.05; от 41.8×41.6 μ до 48.1×45.6 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные; апокольпиум около 10 μ. Мезокольпиум плавно переходит в апокольпиум. Оры широкоовальные, от 7.3×6.9 μ до 8.4×7.3 μ, слабо продольно вытянутые. Экзина на полюсах значительно тоньше — 1.9—2.1 μ, чем на экваторе — 2.1—3.1 μ. Сетчатая скульптура экзины заметно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет от темно-желтого до светло-коричневого.

Исследованный образец: Дагестан, окр. с. Гимри, над р. Сулак, 1901; Алексеенко. Гербарий БИНа.

Распространение.[1] Кавказ—Дагестан. Эндем. Произрастает по сухим каменистым, преимущественно известковым и глинистым склонам гор и кустарникам.

H. hirsutum (Thuill.) Mérat

(Табл. I, *4—6*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.1—1.2; от 42.0×35.3 μ до 45.6×41.1 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, широкие — 1.9—2.5 μ, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 6—9 μ. Мезокольпиум резко переходит в апокольпиум. Оры почти округлые, либо слабо продольно вытянутые, ясно очерченные, от 4.8×4.6 до 6.7×6.3 μ. Экзина у полюсов тоньше — 1.5—1.9 μ, чем на экваторе — 1.9—2.9 μ. Сетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет темно-желтый.

Исследованный образец: Псковская обл., Идрицкий р-н, ст. Идрица; Варгина, Разживина, Ляцкая, 1962. Гербарий ЛГУ.

Распространение: Европ. часть — Верхне-Днестр., Верх.-Днепр., Средн.-Днепр., Крым; Кавказ. — Предкавк., Даг., Вост. и Зап. Закавк. Общ. распр. — Атл. и Средн. Евр. Произрастает по каменистым песчаным и известковым холмам, на сухих лужайках и склонах.

H. grandiflorum (Scop.) Lam. et DC.

(Табл. I, *7—9*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, слегка оттянутые на полюсах, *P/E* 1.1—1.2; от 42.0×36.7 μ до 46.0×39.0 μ, в полярной проекции округло-треугольные. Борозды длинные, 1.7—2.7 μ шириной, оканчиваются тупо. Апокольпиум 6—9 μ. Мезокольпиум резко переходит в апокольпиум. Оры неясно очерченные, слегка поперечно вытянутые, от 6.5×6.7 μ до 6.9×7.0 μ. Экзина толстая, 1.9—2.1 μ на полюсах и 2.7—3.5 μ на экваторе. Скульптура экзины мелкосетчатая, едва заметно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет темно-желтый.

---

[1] Данные о распространении видов приводятся по «Флоре СССР» на основе принятого во «Флоре СССР» районирования.

Исследованный образец: Кавказ, СО АССР, Орджоникидзевский р-н, пос. Лац, хр. Цариит-Ком, 1958; Варгина. Гербарий ЛГУ.

Распространение: Европ. ч. — Крым; Кавказ — все районы. Общ. распр. — Средн. Европа, Средиз. Обитает на горных лесных лугах и субальпийских каменистых склонах.

H. nummularium **(L.) Dunal**

(Табл. I, *10—12*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.2—1.3; от 42.0×32.3 μ до 49.1×37.4 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, щелевидные, иногда попарно сходятся у полюсов. Апокольпиум около 10 μ. Мезокольпиум постепенно сужается к полюсам. Оры продольно вытянутые, неясно очерченные, от 4.8×2.6 μ до 6.7×3.9 μ. Экзина толстая — 1.3—2.5 μ (на полюсах), 2.3—3.1 μ (на экваторе). Сетчатая скульптура экзины заметно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет темно-желтый.

Исследованные образцы: Ленинградская обл., Кингисеппский р-н, окр. Ивангорода, 1956; Миняев; Эстонская ССР, пос. Хаайсу, 1956; Миняев, Бардина. Гербарий ЛГУ.

Распространение: Европ. ч. — Карел.-Лапл., Двин.-Печ., Лад.-Ильм., Верхн.-Волж., Волж.-Кам., Волж.-Дон., Средне-Днепр., Причерном., Верхне-Дон., Бесс., Крым; Кавказ — Предкавк., Даг., Вост., Зап., Южн. Закавк. Общ. распр. — Средн. Евр., Балк.-Малоаз. На известковых и меловых склонах гор, на каменистостепных местах, в сосновых борах.

Как отмечает С. В. Юзепчук, расовый состав этого полиморфного вида сложный и совершенно не изучен; пока получила свое наименование и характеристику лишь своеобразная северная раса *H. arcticum*, описание морфологии пыльцы которой приводится ниже.

H. arcticum **(Gross.) Janchen**

(Табл. II, *13—15*)

Диагноз. Пыльцевые зерна почти сфероидальные, *P/E* 1.12—1.15; от 44.5×39.1 μ до 49.3×44.1 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, щелевидные, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум около 10 μ. Мезокольпиум постепенно сужается к полюсам. Оры крупные, продольно вытянутые, 5.7×3.1 μ—8.6×6.1 μ. Экзина у полюсов тоньше — 1.9—2.3 μ, чем на экваторе — 2.1—2.5 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины заметно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Кольский п-ов, Кандалакшское побережье, Турий мыс, каменистый берег моря, на открытых местах, 1949; Мишкин. Гербарий ЛГУ.

H. chamaecistus **Mill. var.** ***tomentosum*** **Grosser**

(Табл. II, *16—18*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.15—1.30; от 47.0×36.6 μ до 50.8×44.1 μ. В полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, щелевидные, редко довольно широкие (1.7—3.4 μ), оканчиваются тупо. Апокольпиум 10—12 μ. Мезокольпиум постепенно сужается к полюсам. Оры продольно вытянутые, реже поперечно вытянутые или округлые. Экзина толстая: 1.9—2.3 μ на полюсах и 2.5—3.9 μ на экваторе. Сетчатая скульптура экзины ясно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет зеленовато-желтый.

Исследованный образец: Кавказ, Дагестан, Темир Хан Шура, 1901; Алексеенко. Гербарий БИНа.

Распространение: Кавказ — все районы. Общ. распр. — Средн. Евр., Средиземн., Балк.-Малоаз. Произрастает на известковых каменистых склонах альпийского и субальпийского поясов, на альпийских лугах.

Секция II *Brachypetalum* Dunal in DC.

H. ledifolium (L.) Mill.

(Табл. II, *19—21*)

Диагноз. Пыльцевые зерна крупные, широкоэллипсоидальные, почти сфероидальные, *P/E* 1.12—1.14; от 46.0×40.9 μ до 55.0×48.1 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, до 2.5 μ шириной. Оканчиваются борозды тупо. Апокольпиум около 12 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры поперечно вытянутые, от 5.2×7.1 μ до 7.3×9.9 μ, реже округлые, неясно очерченные. Экзина на полюсах значительно тоньше — 1.5—2.7 μ, чем на экваторе — 2.5—3.4 μ. Сетчатая скульптура экзины ориентирована в меридиональном направлении. Цвет темно-желтый.

Исследованный образец: Азербайджан, Нахичеванская АССР, Норашенский р-н, близь с. Ахура, 1947; Гроссгейм, Ильинская, Кирпичников. Гербарий БИНа.

Распространение: Кавказ — Южн. Закавк. (Ереван?). Общ. распр. — Средиз., Балк.-Малоаз., Иран. Обитает по каменистым местам.

Примечание. *H. ledifolium* описан Жан и Понс (1963 г.) для флоры Франции. По основным морфологическим признакам (размеры зерен, характер строения апертур, характер и величина апокольпиумов) описание указанных авторов и наше вполне совпадают; отличаются они лишь размерами ор. По данным Жан и Понс, оры достигают 1—2 μ; у *H. ledifolium* с Кавказа они более крупные — 7.3×9 μ.

H. lasiocarpum Willk.

(Табл. II, *22—24*)

Диагноз. Пыльцевые зерна широкоэллипсоидальные, почти сфероидальные, *P/E* 1.07—1.08; от 47.0×44.1 μ до 52.0×48.0 μ, в полярной проекции округло-треугольные. Борозды короткие, широкие, оканчиваются тупо. Апокольпиум 17—18 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры округлые или поперечно вытянутые, крупные — 4.6×6.3 μ—7.3×10.9 μ. Экзина на экваторе толще — 3.4 μ, чем у полюсов — 2.3 μ. Сетчатая скульптура экзины слабо ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Кавказ, Елизаветпольская губерния, Арашский уезд, Ареш, 1915; Воронов. Гербарий БИНа.

Распространение: Кавказ (все районы). Общ. распр. — Балк.-Малоаз. На сухих каменистых и травянистых горных склонах, на сухих лугах и в кустарниках.

Примечание. По своим морфологическим признакам *H. lasiocarpum* и *H. ledifolium* очень близки. Пыльцевые зерна *H. lasiocarpum* отличаются от зерен последнего почти сфероидальной формой, более широким апокольпиумом, широкоэллипсоидальной формой мезокольпиумов.

H. salicifolium (L.) Mill.

(Табл. III, *28—30*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.28—1.36; от 38.6×30.2 μ до 47.7×35.0 μ, в полярной проекции округло-треугольные. Борозды щелевидные, часто сходятся у полюсов. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры продольно вытянутые, неясно очерченные. Экзина 1.3—1.9 μ толщины у полюсов и 1.7—2.5 μ на экваторе. Мелкосетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет темно-желтый.

Исследованный образец: Крым, окр. Феодосии, г. Легенер, 1927; Иова. Гербарий БИНа.

Распространение: Европ. ч. — Крым (Южн. берег); Кавказ — Предкавк., Даг., Вост. и Южн. Закавк.; общ. распр. — Средизем., Балк.-Малоаз., Иран.

Примечание. По морфологии пыльцевых зерен *H. marifolium*, описанный Жан и Понс (1963) для флоры Франции, и *H. salicifolium*

с Кавказа очень сходны. Характерно, что *H. salicifolium* по своим морфологическим признакам (см. описание и микрофотографии) очень отличается как среди видов подрода *Ortholobum*, так и среди видов секции *Brachypetalum* и ближе стоит к видам подрода *Plectilobum*.

Секция III *Pseudomacularia* Grosser

H. soongoricum Schrenk

(Табл. III, *31—33*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.13—1.22; от 36.3×29.6 μ до 40.5×35.7 μ, несколько сплюснутые с полюсов. В полярной проекции округло-треугольные. Борозды длинные, шириной до 2.5 μ, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 5—7 μ. Оры почти округлые или овальные, продольно вытянутые — 4.0×2.3 μ—6.7×5.7 μ, неясно очерченные. Мезокольпиум резко переходит в апокольпиум. Экзина почти одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — 1.3—2.5 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Ферганская обл., Кокандский уезд, урочище Шураб, 1913; Минквиц. Гербарий ЛГУ.

Распространение: Средн. Азия — Джунг.-Тарб., Тянь-Шань, Памиро-Алай. Обитает по берегам горных рек и озер, на сухих каменистых местах, на известковых склонах и осыпях. Эндем.

ПОДРОД II. *PLECTILOBUM* WILLK.

Секция *Pseudocistus* Dunal in DC.

Следующий вид *H. rupifragum*, согласно С. В. Юзепчуку (1949), является сборным видом, в пределах которого намечаются три расы (*H. baschkirorum*, *H. cretaceum*, *H. pinegense*). Наше исследование подтвердило мнение о сборности вида *H. rupifragum*. По пыльце эти разновидности *H. rupifragum* хорошо отличаются друг от друга как виды.

H. rupifragum Kerner var. *cretaceum* Juz.

(Табл. III, *25—27*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.37—1.40; от 44.3×31.7 μ до 46.0×33.6 μ. В полярной проекции округло-треугольные. Борозды длинные, узкие — 1.9—1.7 μ, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум около 9 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры круглые, реже овальные, продольно вытянутые, 4.0×3.5 μ—5.4×4.4 μ. Экзина почти одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — 1.7—1.5 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Курская обл., склоны Белой горы, 1904; Паллон. Гербарий БИНа.

Распространение: Курская, Саратовская области. На склонах меловых возвышенностей.

H. rupifragum Kerner var. *baschkirorum* Juz.

Диагноз. Пыльцевые зерна почти продолговатые, *P/E* 1.42—1.45; от 40.7×28.1 μ до 46.7×33.0 μ, в полярной проекции треугольные. Борозды щелевидные, к полюсам резко расширяются, оканчиваются клиновидно. Характерны утолщения экзины вдоль борозд. Апокольпиум 10—12 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры овальные, реже округлые, продольно или поперечно вытянутые. Экзина одинаковой толщины у полюсов и на экваторе (1.7 μ). Неясномелкосетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Южный Урал, лугово-степной склон, 1927; Юзепчук. Гербарий БИНа.

Распространение: Южный Урал, лугово-степные склоны.

H. rupifragum Kerner var. *pinegense* Juz.

Диагноз. Пыльцевые зерна от продолговато-сфероидальных до почти сфероидальных, *P/E* 1.0—1.16; от 36.3×36.1 μ до 40.1×38.0 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Брозды длинные, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 7—8 μ.

Мезокольпиум довольно резко переходит в апокольпиум. Оры крупные, округлые — 3.8—5.8 μ. Экзина почти одинаковой толщины у полюса и на экваторе — 1.3—2.3 μ. Неясномелкосетчатая скульптура экзины только у отдельных зерен заметно ориентирована в меридиональном направлении.

Исследованный образец: Архангельская обл., окр. Карпогор, на возвышенных известковых берегах р. Пинеги, 1899; Поле. Гербарий ЛГУ.

H. alpestre (Jacq.) DC.

(Табл. III, _34—36_)

Диагноз. Пыльцевые зерна узкоэллипсоидальные, P/E 1.30—1.48; от 46.6×36.1 μ до 55.0×37.0 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, почти щелевидные, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум около 7 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры продольно вытянутые — 5.2×3.4 μ—6.5×5.0 μ. Экзина почти одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — до 2.7 μ. Сетчатая скульптура экзины ориентирована в меридиональном направлении. Цвет светло-желтый.

Исследованный образец: Европа, Альпийская обл; коллекция В. Янке. ГДР, 1963.

Распространение: Европ. ч. — Верхне-Днестр.; общ. распр. — Средн. Евр. В альпийском поясе гор.

H. orientale (Grosser) Juz. et Pozd.

(Табл. IV, _37—39_)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, P/E 1.24—1.26; от 40.5×30.1 μ до 45.4×36.5 μ, в полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, щелевидные, иногда они сходятся у полюсов. Апокольпиум 7 μ. И тот и другой тип борозд можно наблюдать на одном и том же зерне. Мезокольпиум довольно резко переходит в апокольпиум. Оры продольно вытянутые — 3.1—2.1 μ× 7.6×2.5 μ. Экзина у полюсов несколько тоньше, чем на экваторе. Неясномелкосетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Кавказ, Тифлисская губерния, 1950; Воронов. Гербарий БИНа.

Распространение: Европ. ч. — Крым, Яйла; Кавказ; Вост. и Южн. Закавк. Общ. распр.: Балк.-Малоаз. Обитает по сухим солнечным каменистым склонам (б. ч. известковым).

H. canum (L.) Baumg.

(Табл. IV, _40—42_)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, P/E 1.26—1.29; от 35.4×27.5 μ до 42.8×33.8 μ, в полярной проекции округло-треугольные. Борозды длинные, узкие, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 9—10 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры округлые, реже овальные, продольно-вытянутые — 3.4×2.1 μ. Экзина одинаковой толщины у полюсов и на экваторе — 1 4—2.3 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Крым, Демерджи-Яйла; Самородова. Гербарий ЛГУ.

Распространение: Европ. ч. — Верх.-Днестр., Средн.-Днепр., Курская обл., Крым (?). Общ. распр. — Средн. и Атл. Евр., Средиз. Каменистые склоны, меловые обнажения.

H. stevenii (Rupr.) ex Juz. et Pozd.

(Табл. IV, _43—45_)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, P/E 1.25—1.26; от 41.8×33.2 μ до 45.8×36.7 μ. В полярной проекции округло-треугольные. Борозды длинные, щелевидные у экватора, к полюсам резко расширяются, оканчиваются тупо. Апокольпиум 5—7 μ. Мезокольпиум резко переходит в апокольпиум. Оры почти округлые — 5.6×4.2 μ—5.0×5.3 μ. Экзина одинаковой толщины у полюсов и на экваторе 1.5—1.9 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины не ориентирована в меридиональном направлении. Цвет желтый.

Исследованный образец: Крым, Бабуган-Яйла, 1938; Позднеева. Гербарий БИНа.

Распространение: Европ. ч. — Крым (яйла). Эндем. Открытые каменистые места.

H. ciscaucasicum Juz. et Pozd.

(Табл. IV, *46—48*)

Диагноз. Пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные, *P/E* 1.14—1.27; от 36.6×32.1 μ до 46.8×36.7 μ. В полярной проекции треугольно-округлые. Борозды длинные, у экватора почти щелевидные, к полюсам резко расширяются, оканчиваются клиновидно. Апокольпиум 6—7 μ. Мезокольпиум постепенно переходит в апокольпиум. Оры поперечно вытянутые, реже округлые, 3.6×3.7 μ. Экзина у полюсов и на экваторе почти одинаковой толщины — 1.9—2.3 μ. Мелкосетчатая скульптура экзины заметно ориентирована в меридиональном направлении. Цвет серебристо-желтый.

Исследованный образец: Кубанская провинция, южные и юго-восточные склоны в верхней части г. Шисса, 1907; Буш и Клопотов. Гербарий БИНа.

Распространение: Кавказ — Предкавказье, Кубанская провинция. Эндем. Произрастает по сухим склонам холмов и гор.

Ключ для определения видов *Helianthemum* по пыльце

1. Экзина на экваторе и полюсах разной толщины (подрод *Ortholobum*) . . . . . 2.
\+ экзина на экваторе и полюсах равной толщины (подрод *Plectilobum*) . . . . 8.
2. Пыльцевые зерна с полярной осью 36—50 μ . . . . 3.
\+ пыльцевые зерна с полярной осью 46—55 μ . . *H. ledifolium*, *H. lasiocarpum*.
3. Пыльцевые зерна сфероидальной формы, *P/E* 1.05; (полярная ось 42—50 μ) . . . . *H. dagestanicum*.
\+ пыльцевые зерна продолговато-сфероидальные . . . . . 4.
4. Борозды широкие, до 2.7 μ, оры округлые . . . . . 5.
\+ борозды щелевидные . . . . 6.
5. Ячеи скульптуры не ориентированы в меридиональном направлении . . . . *H. hirsutum*.
\+ ячеи скульптуры ориентированы в меридиональном направлении . . . . *H. grandiflorum*.
6. Оры продольно вытянутые, неясно очерченные . . *H. nummularium*, *H. arcticum*.
\+ оры неясно очерченные . . . . 7.
7. Ячеи экзины заметно ориентированы в меридиональном направлении . . . . *H. chamaecistus* Mill. var. *tomentosum* Grosser
\+ ячеи экзины не ориентированы в меридиональном направлении, пыльцевые зерна мелкие, полярная ось 36—40 μ, заметно сплюснуты с полюсов . . . . *H. soongoricum*.
8. Пыльцевые зерна продолговатые, *P/E* 1.50; полярная ось 46—55 μ . . *H. alpestre*.
\+ пыльцевые зерна с полярной осью 39—47 μ . . . . 9.
9. Борозды порядка 1.0—4.8 μ . . . . 10.
\+ борозды щелевидные . . . . 13.
10. Борозды на полюсах оканчиваются тупо . . . . . *H. stevenii*
\+ борозды на полюсах оканчиваются клиновидно . . 11.
11. Оры округлые, крупные . . . . 12.
\+ оры поперечно вытянутые . . . . *H. ciscaucasicum*.
12. Ячеи скульптуры экзины ориентированы в меридиональном направлении . . . . *H. rupifragum* Kerner v. *cretaceum* Juz.
\+ ячеи скульптуры экзины не ориентированы в меридиональном направлении . . . . *H. rupifragum* Kerner var. *pinegense* Juz.
13. Характерны утолщения экзины вдоль борозд . . . . *H. rupifragum* Kerner var. *baschkirorum* Juz.
\+ утолщения отсутствуют . . . . 14.
14. Оры продолговатые . . . . *H. orientale*, *H. salicifolium*.
\+ оры округлые . . . . *H. canum*.

Выводы

1. Пыльца *Helianthemum* по своим морфологическим особенностям делится на два основные типа:

1) крупная, от почти сфероидальной до продолговато-сфероидальной; экзина у полюсов почти в 2 раза тоньше, чем на экваторе;

2) пыльца более мелких размеров, от продолговато-сфероидальной, до продолговатой; экзина одинаковой или почти одинаковой толщины у полюсов и на экваторе. Первый тип пыльцы характерен преимуще-

ственно для видов подрода *Ortholobum* (кроме *H. salicifolium*); второй — для видов подрода *Plectilobum*.

2. Изучение морфологии пыльцы показало, что степень изменчивости морфологических признаков в рамках видов небольшая; поэтому видовые определения пыльцы *Helianthemum* должны опираться на весь комплекс признаков, характеризующих пыльцу данного вида, а не на отдельные признаки.

3. Наше исследование подтвердило мнение о сборности вида *H. rupifragum*; по пыльце разновидности его отличаются как виды.

4. Необходимо отметить, что основные диагностические признаки и их комплексы, установленные для рецентной пыльцы, сохраняются и прослеживаются на ископаемой пыльце хорошей сохранности, что дает возможность определения ископаемой пыльцы *Helianthemum* до вида.

5. В связи с экологическим своеобразием изучаемого рода находки пыльцы *Helianthemum* в ископаемом состоянии представляют значительный интерес, поскольку присутствие пыльцы большинства видов может расцениваться как показатель открытых местообитаний и щелочных, богатых известью либо не чрезмерно кислых почв.

В заключение автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность Е. Н. Анановой за те ценные указания и критические замечания, которые были высказаны ею как в процессе исследования, так и при написании статьи, а также благодарит В. А. Бакульманова, с чьей помощью были выполнены микрофотографии. Особую признательность выражаю проф. ЛГУ А. И. Толмачеву за просмотр рукописи и ценные критические замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1965). Соотношение флор Лихвинского межледниковья Русской равнины с аналогичными флорами района Балтики и сопредельных территорий. Baltica, 2. — Ананова Е. Н. и В. В. Культина. (1965). Межледниковая флора Лихвинского стратотипа. Пробл. палеогеографии. — Гроссгейм А. А. (1962). Флора Кавказа, VI. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении пыльцевых зерен. Бот. журн., XLI. — Масицка Г. (1965). Предварительная оценка стратиграфии и возраста колонки грунта из впадины Гданьского залива. Baltica, 2. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. — Полибин И. В. *Cistaceae*. (1903). В кн.: Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин «Flora caucasica critica», III, 9. — Эртдман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). I, Покрытосеменные. — Юзепчук С. В. (1949). *Cistaceae*. Флора СССР, XV. — Erdtman G. (1949). Identification of the pollen grains in the Late-Glacial samples from Mt. Omberg, Ostrogothia. Swedsk botanishtidskrift, 43, 1. — Erdtman G., B. Berglund, I. Praglowski. (1961). An introduction to Scandinavian pollenflora. Grana palinologica, II, 3. — Franks I. W. a. T. Pennington. (Mrs. T. G. Tutin). (1961). The Late-glacial and Post-glacial deposits of the Esthwaite Basin, north Lancashire. The New phytologist, 60, 1. — Hegi G. (1907). Illustrierte Flora von Mitteleuropa. *Cistaceae*, 5 (1). — Janchen Erwin. (1925). *Cistaceae*. In Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., 21. — Iversen J. (1944). *Helianthemum* som fossil glacialplate i Danmark. Geol. Foren. Stockn. Forh., 66, 4. — Proctor M. C. F. (1958). Ecological and historical factors in the distribution of the british *Helianthemum* species. Journ. Ecology, 46, 2. — Proctor M. C. F. a. C. A. Lambert. (1961). Pollen spectra from recent *Helianthemum* communities. The new phytologist, 60, 1. — Jean M.-T. et A. Pons. (1962). Une clef de determination palynologique pour les Cistacees de la flore de France. Extrait de Naturalia Monspeliensis, Serie Botanique, fascicule 14. Institut de Botanique, Montpellier. — Jean M.-T. et A. Pons. (1963). Contribution á l'étude palynologique des Cistacees de la flore de France. Annales des sciences Naturelles, Botanique, Paris, 12° Serie, IV. — Watts W. A. (1959). Interglacial deposits at Kilbeg and Newtown, Waterford. Proc. R. I. A., 60, sect. B., 2.

Ленинградский государственный университет. (Получено 20 VI 1968).

SUMMARY

Detailed descriptions of the pollen morphology of the genus *Helianthemum* Adans. (15 species) are presented in this paper.

The pollen grains of *Helianthemum* are tricolporate, prolatespheroidal to prolate, P=35—55 μ, E=27—48 μ, P/E=1.10—1.48.

The data on the geographical distribution and ecology of the species described are also given.

The investigation of the pollen morphology of *Helianthemum* is of interest both from the standpoint of taxonomy and for the purposes of the pollen analysis.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 582.738

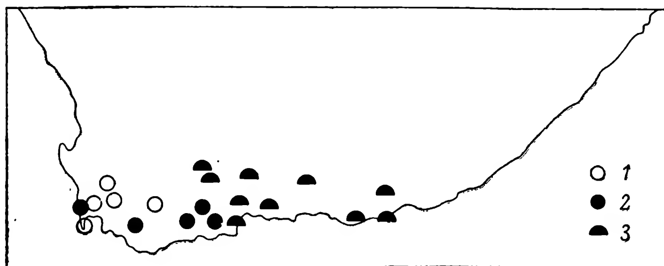
Г. П. Яковлев

НОВЫЙ ПОДВИД *VIRGILIA CAPENSIS* (L.) POIR. (*FABACEAE*)

С 1 рисунком

G. P. YAKOVLEV. A NEW SUBSPECIES OF *VIRGILIA CAPENSIS* (L.) POIR. (*FABACEAE*)

Определяя коллекции рода *Virgilia* Poir., полученные из ряда зарубежных гербариев (K, G, BOL, PRE, J — указаны условными индексами, принятыми в «Index Herbariorum»), мы обратили внимание на серию образцов, определенных как *Virgilia capensis*, но отличающихся от типа беловато-серым опушением листочков и всего растения.



Ареал рода *Virgilia* Poir. (Южная Африка).

1 — *Virgilia capensis* (L.) Poir. subsp. *albescens* Yakovl.; *2* — *V. capensis* subsp. *capensis*; *3* — *V. divaricata* R. S. Adams.

Ареал новой формы (см. рисунок) лишь частично викарирует с ареалом типичной формы, но из мест совместного произрастания известны переходные экземпляры. В связи с этим белоопушенная раса может рассматриваться как второй подвид *Virgilia capensis*.

Virgilia capensis (L.) Poir., 1808, in Lamarck, Encycl., 8 : 677 (Typus generis conserv.).

а) subsp. *capensis*. Листочки и все растение опушены рыжевато-бурыми волосками.

б) subsp. *albescens* Yakovl., subsp. n. Foliolae ut et planta omnis albido-griseo pubescentes. Typus: Cape, Swellendam distr., Barrydale Pass, 5 III 1962, Van Breda 1517 (holo- PRE, iso K).

Химико-фармацевтический институт, Ленинград.

(Получено 12 VI 1969).

УДК 581.9 (571.6)

С. Д. Шлотгауэр

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. D. SHLOTHAUER. CERTAIN SPECIES NEW FOR THE FLORA OF THE SOVIET FAR EAST

Летом 1966 г. нами проводились работы по изучению флоры Комсомольского заповедника (Хабаровский край, Комсомольский район). Удалось обнаружить ряд видов, новых для Удского флористического района, а пять из них оказались новыми для флоры Дальнего Востока, они не отмечены ни во «Флоре СССР» (1934—1964), ни в других работах по Дальнему Востоку (см. «Литература»). Это следующие, явно заносные, растения.

1. *Alisma loesselii* Gorsk. Собрано у станции Картель, на пойменном разнотравном лугу оз. Хумми, 10 июля. Ближайшее местонахождение — Восточная Сибирь.

2. *Chenopodium acuminatum* Willd. Растет по обочинам дорог в с. Пивань. Собрано в цветущем состоянии 23 июля. Ближайшее местонахождение — Восточная Сибирь.

3. *Galium mollugo* L. Найдено у с. Нижняя Экань, на галечниковой косе р. Амур, 12 июля. Ближайшее местонахождение — Западная Сибирь.

4. *Lathyrus pratensis* L. По насыпям железной дороги Пивань—Советская Гавань: а) у с. Пивань на 2-м км железной дороги, на насыпи, отмечен в вегетирующем состоянии 13 июля; б) на 8-м и 10-м километрах железной дороги собран в цветущем состоянии 23 июля; в) на насыпи между с. Пивань и пристанью найдены плодоносящие особи этого вида 2 сентября. Известен из Восточной Сибири.

5. *Lolium perenne* L. Найдено на обочине дороги в с. Пивань 30 августа в цветущем состоянии.

Гербарные экземпляры данных видов хранятся в гербарии Хабаровского педагогического института.

За помощь в определении видов выражаем искреннюю признательность В. Н. Ворошилову, А. П. Нечаеву, А. И. Шретеру.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Воробьев Д. П. (1954). К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае. Комаровские чтения, IV. — Воробьев Д. П. (1964). О некоторых новых и редких видах во флоре Приморья и Приамурья. Комаровские чтения, XII. — Комаров В. Л. (1949—1950). Флора Маньчжурии. — Комаров В. Л. и Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края. — Флора СССР. (1934—1964). I—XXX.

Хабаровский государственный педагогический институт.

(Получено 2 XII 1966).

УДК 661.183.5 : 581.9 (262.5.03)

Н. Н. Алфимов, И. В. Макарова, В. Й. Петрова и О. Н. Фадеева

О БИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ ДВУХ ВИДОВ ДИАТОМЕЙ ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

N. N. ALFIMOV, I. V. MAKAROVA, V. I. PETROVA AND O. N. FADEYEVA. ON THE BIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF TWO BLACK SEA SPECIES OF DIATOMS

Познание сущности биологических особенностей организмов во взаимоотношении их с внешней средой возможно только посредством детального изучения их химического состава и тех изменений, которые возникают под влиянием различных физических и химических факторов. Именно из этих соображений нами было проведено изучение химического состава двух видов диатомовых водорослей из планктона Черного моря. Эта работа служит дополнением к ранее начатому нами изучению химического состава планктонных водорослей (Алфимов и др., 1966, 1968).

Объект настоящего исследования — два планктонных вида диатомовых водорослей, *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze и *Nitzschia seriata* Cl., которые в отдельные годы развиваются в Черном море в огромном количестве и вызывают «цветение» воды. Оба вида собраны у болгарского прибрежья Черного моря близ мыса Галата (р-н Варны): *Rhizosolenia calcar-avis* — в августе 1955 г. при температуре воды 24° и солености 12.18‰; *Nitzschia seriata* — в феврале 1959 г. при температуре воды 3.9° и солености 16.2‰.

Rhizosolenia calcar-avis (сем. *Soleniaceae*) представляет собою довольно крупную водоросль (до 1000 μ дл.). Клетки ее палочковидные, с грубым когтевидно изогнутым шипом на обоих концах. В клетках имеются многочисленные мелкие хроматофоры, одно ядро, небольшое количество протоплазмы и обильный клеточный сок. Этот очень эвригалинный вид обитает в неритическом и океаническом планктоне в морях и океанах умеренной и субтропической зон северного полушария.

В Черном море, особенно у берегов и в бухтах, *Rh. calcar-avis* является наиболее распространенным видом, обильно развиваясь в северо-западном и западном районах моря, вызывая в отдельные годы цветение воды. В частности, сильное цветение было зарегистрировано в северо-западном районе моря летом 1955 г., когда биомасса этого вида достигала 6.2 г/м³, а в придунайском районе 22 г/м³ (Иванов, 1958, 1959, 1960), а также у румынского и болгарского берегов (Skolka, 1958; Петрова, 1960а, 1963). Наибольшая биомасса, до 40.7 г/м³, наблюдалась летом 1955 г. (период наших сборов) в районе мыса Галата (Петрова, 1960б). Такому бурному развитию этого вида способствовало высокое содержание в воде биогенов, низкая соленость и, возможно, теплая зима 1954/55 г. (Иванов, 1960; Петрова, 1963). Массовое развитие этого вида отмечалось в последующие годы, например в октябре 1960 г. — 14 г/м³ (Петрова, 1964, 1965) и много ранее — в 1924 и 1925 гг. для северо-западного района Черного моря (Усачев, 1928).

В Азовском море *Rh. calcar-avis* вегетирует при температуре 5.6—26° и солености 10.4—12.9‰, также вызывая в отдельные годы цветение воды (Усачев, 1927; Пицык, 1963; Прошкина-Лавренко, 1963). Летом 1955 г. она здесь тоже вызвала цветение воды при биомассе 75—90 г/м³.

В фитопланктоне Каспийского моря этот вид является доминирующим, обитая при температуре воды 6.4—25.9° и пониженной солености 1.33—13‰ (Прошкина-Лавренко и Макарова, 1968). Вегетируя круглогодично, *Rh. calcar-avis* в отдельные сезоны и годы достигала здесь высоких показателей биомассы, например в Южном Каспии в октябре 1934 г. — 6.4 г/м³, в Северном Каспии в октябре 1935 г. — до 9 г/м³ (Усачев, 1948). В последние годы, по-видимому, были отмечены еще более высокие цифры:

в Среднем Каспии осенью — 13—14 г/м^3, в Южном — 4—7.7 г/м^3, а иногда, возможно, и больше — 23—27 г/м^3 (Бабаев, 1968). Даже весной биомасса этого вида может быть значительной: в Северном Каспии она была в 1956 г. 1 г/м^3, в 1960 — 3 г/м^3 (Левшакова, 1967).

Nitzschia seriata (сем. *Nitzschiacaeae*) представляет собой небольшие веретеновидные клетки, до 130 μ дл., соединенные в прочные длинные нити. В клетках имеются два пластинчатых хроматофора, одно центральное ядро и протоплазма. Вид морской, неритический и океанический, распространенный в северных и дальневосточных морях, нередко встречающийся и в европейских морях до Средиземного моря, известный также в северо-западной Атлантике, у берегов Гренландии, в Вест-Индии и Калифорнии.

В Черном море этот вид зимой 1958 и 1959 гг. вызвал цветение воды у болгарских берегов, с биомассой свыше 6 г/м^3, местами до 17 г/м^3 (Петрова, 1964; Petrova si Skolka, 1964), а весной 1959 г. — в районе от болгарских до румынских берегов (Bodeanu si Chirilă, 1960; Petrova si Skolka, 1964) и далее, включая северо-западный район до Одессы (Иванов, 1961; 1962). До этого года такого обильного развития *N. seriata* в Черном море не наблюдалось, что же касается следующих лет, то, по устному сообщению сотрудника Одесского филиала Института биологии южных морей (ИНБЮМ) Д. А. Нестеровой, массовое развитие этого вида в северо-западном районе отмечалось и в последние годы.

В Азовском и Каспийском морях этот вид не обнаружен.

Пробы с вышеназванными видами были взяты в период их массового развития, когда фитопланктон представлял собой как бы чистую природную «культуру» одного из видов. Собранные образцы доводились до воздушно-сухого состояния и в таком виде исследовались в лаборатории. Определялось содержание белков, углеводов, жиров, витаминов B_1, B_2, PP и золы. В золе исследовалось содержание кальция, фосфора, железа, хлоридов, калия. Измерялась также калорийность клеток этих видов.

Углеводы определялись по Шурля-Регенбогену (см. Игнатов, 1938 : 435—437), белки — по Кьельдалю (см. Александров, 1955 : 256—257), жиры — по Сокслету (см. Александров, 1955 : 257—258).

Тиамин (витамин B_1) экстрагировали 2%-й трихлоруксусной кислотой. Извлеченный тиамин с помощью красной кровяной соли переводили в тиохром, который затем извлекали изоамиловым спиртом. Интенсивность флуоресценции экстракта тиохрома в ультрафиолетовых лучах сравнивали со стандартным раствором витамина B_1 и таким образом определяли количество тиамина (Калмыков и др., 1952 : 321—326).

Определение содержания никотиновой кислоты (витамина PP) производилось цианобромидным методом (Калмыков и др., 1952 : 329—320). Для определения количества свободного рибофлавина (витамина B_2) навеска исследуемого вещества обрабатывалась в кислой среде этиловым спиртом и выдерживалась в термостате при температуре 37° в течение 24 часов. Этим достигалось извлечение витамина. Затем витамин путем облучения инфракрасными лучами превращали в люминофлавин, который извлекали хлороформом. Сравнивая интенсивность флуоресценции хлороформенного экстракта в ультрафиолетовых лучах с интенсивностью флуоресценции стандартных растворов витамина B_2, определяли количество рибофлавина (Дробинцева и Горячева, 1951 : 6).

Содержание железа в золе определялось калориметрическим методом при помощи роданистого аммония (Игнатов, 1938 : 166—167). Определение кальция, фосфора и калия производилось по методам, принятым при биологическом исследовании растений (Ермаков и др., 1952 : 508—509).

В табл. 1 приводятся результаты изучения химического состава *Rhizosolenia calcar-avis* и *Nitzschia seriata*.

Из приведенных данных видно, что исследованные диатомовые водоросли заметно различаются между собой по своему химическому составу. Наибольшие различия отмечались в содержании белков, углеводов, фосфора, хлоридов и калия. Вместе с тем исследованные виды водорослей содержали одинаковое количество витаминов группы В и практически не различались между собой по содержанию жиров и золы. Интересно отметить, что если у *Rhizosolenia calcar-avis* содержание белков было примерно в 2 раза меньше, чем у *Nitzschia seriata*, то углеводов, напротив, почти в 7 раз больше, чем у последнего вида. У *Rh. calcar-avis* было определено примерно в 4 раза меньше фосфора, чем у ницшии, но зато хлоридов и калия было почти в 3 раза больше. Калорийность обоих видов диатомовых водорослей была почти одинаковой; в расчете на 100 г абсо-

ТАБЛИЦА 1

Содержание белков, жиров, углеводов и золы (в г), зольных элементов и витаминов (в мг) в 100 г абсолютного сухого вещества у *Rhizosolenia calcar-avis* и *Nitzschia seriata*

Вид	Белки	Жиры	Углеводы	Калорийность	Зола	Кальций	Фосфор	Железо	Хлориды	Калий	Витамины		
											B_1	B_2	PP
Rhizosolenia calcar-avis	11.38	23.4	7.83	296.38	38.03	608.33	70	152	7100.00	579.36	0.3	0.5	25
Nitzschia seriata	22.75	21.8	1.19	300.89	30.58	865.37	330	200	2783.2	289.68	0.3	0.5	25

лютно сухого вещества она равнялась у *Rhizosolenia calcar-avis* 296.38 кал., а у *Nitzschia seriata* — 300.89 кал.

Для характеристики обменных процессов, как известно, имеет значение не только абсолютное содержание отдельных компонентов, но и их соотношение. Важное значение, например, придается отношению золы к фосфору (Ketchum a. Redfield, 1949) и железа к фосфору (Harvey, 1937; Goldberg, 1952; Johnston, 1964). С учетом этих моментов нами были проведены соответствующие расчеты, результаты которых приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение между основными химическими компонентами у *Rhizosolenia calcar-avis* и *Nitzschia seriata*

Вид	Жиры	Белки	Углеводы	Зола	Фосфор	Железо	Кальций
Rhizosolenia calcar-avis . . .	1	0.48	0.33	1.62	1	2.17	8.69
Nitzschia seriata	1	1.04	0.05	1.40	1	0.60	2.62

Из табл. 2 видно, что исследованные виды водорослей весьма различны между собой по соотношению жиров, белков и углеводов, с одной стороны, и основных минеральных элементов, с другой стороны, в то же время отношение золы к жирам у обоих видов было примерно одинаковым.

Сопоставление химического состава *Rhizosolenia calcar-avis* из двух районов Черного и Каспийского морей показало различие, выражающееся главным образом в содержании жиров и углеводов. Однако количество сухого вещества у этого вида в этих морях отмечено одинаковое, равное 7% (Виноградова, 1964).

Из табл. 3 видно, что *Rh. calcar-avis* из западной части Черного моря по своему химическому составу, по содержанию углеводов и особенно жиров значительно отличалась от этой же водоросли, взятой в северо-западном районе в одинаковый сезон, но, по всей вероятности, при различной солености воды. Что же касается сравнения с каспийскими экземплярами, то обнаружено большее сходство в содержании углеводов и жиров и очень близкое содержание белков, хотя образцы были взяты в разное время года, но при одинаковой солености (12‰). Подобная закономерность, т. е. значительное различие в составе жиров и углеводов и сходство в количестве белков, а часто и золы, отмечена также для синезеленых водорослей *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, собранных в различных водоемах (Виноградова, 1965; Алфимов и др., 1968).

Полученные данные позволяют думать, что жиры и углеводы оказываются теми компонентами химического состава исследованных водорослей, на количестве которых наиболее резко сказываются изменения условий обитания растений. Это, вероятно, обусловлено тем, что жиры и

ТАБЛИЦА 3

Сравнительные данные о химическом составе *Rhizosolenia calcar-avis* из различных районов Черного и Каспийского морей (в граммах на 100 г абсолютно сухого вещества)

Место сбора	Время	Жиры	Белки	Углеводы	Зола	Калорийность (ккал)	Авторы
Черное море: Западный район (у мыса Галата)	VIII 1955	23.4	11.38	7.83	38.03	296.38	Наши данные
Северо-западный район	VIII 1955	0.40	8.29	18.04	73.27	111	Виноградова (1960).
	VII 1960	1.93	23.06	20.04	54.97	194	Виноградова и др. (1962).
Каспийское море (Средний Каспий)	IV 1955	12.80	17.60	3.52	63.30	205.6	Алфимов и Прошкина-Лавренко (1966).

углеводы являются основными энергетическими веществами и их содержание отражает особенности энергетических процессов, которые имеют место в определенных условиях обитания водорослей. Эти условия определяются физико-химическим режимом моря, соленостью воды в различных его районах и в отдельные сезоны.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. М. (1955). Методы санитарно-гигиенических исследований. — Алфимов Н. Н. и А. И. Прошкина-Лавренко. (1966). К биологии и биохимии массовых морских диатомей *Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostf. и *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze из Азовского и Каспийского морей. Бот. журн., 9. — Алфимов Н. Н., И. В. Макарова и О. Н. Фадеева. (1968). Материалы к экологической и химической характеристике некоторых видов синезеленых водорослей. Бот. журн., 1. — Бабаев Г. Б. (1968). Состав и распределение фитопланктона в западной части Среднего и Южного Каспия. Автореф. диссерт. на соиск. уч. ст. канд. биолог. наук. — Виноградова З. А. (1960). Динаміка біохімічного складу і калорійності планктону Чорного моря в сезонному та географічному аспектах. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УССР, 2. — Виноградова З. А. (1964). Некоторые биохимические аспекты сравнительного изучения планктона Черного, Азовского и Каспийского морей. Океанология, 4, 2. — Виноградова З. А. (1965). Биохимическое изучение синезеленых водорослей Днепровского лимана и северо-западной части Черного моря. В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. — Виноградова З. А., О. С. Ковбасюк, Е. Э. Кривошей, В. І. Лісовська, Э. А. Мазуренко. (1962). Біохімічний склад і калорійність фіто- зоопланктону Чорного моря. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. АН УССР, 4. — Дробинцева А. В. и О. А. Горячева. (1951). Методическое пособие к практическим занятиям по биологической химии. — Ермаков А. Н., В. В. Арасимович, М. М. Смирнова-Иконникова и И. К. Мурри. (1952). Методы биохимического исследования растений. — Иванов А. И. (1958). Результаты изучения фитопланктона северо-западной части Черного моря в 1954—1957 гг. Тез. докл. научн. сесс. Одесск. биост. и Инст. гидробиолог. АН УССР. — Іванов О. І. (1959). До питання про районування північно-західної частини Чорного моря за складом фітопланктону. Доповіді Акад. наук Укр. ССР. — Иванов А. И. (1960). Особенности качественного состава и количественного распределения фитопланктона северо-западной части Черного моря. Тр. Всес. гидробиолог. общ. АН СССР, 10. — Іванов О. І. (1961). Цикавий випадок «цвітіння» води в Чорному морі діатомовою водоростю *Nitzschia seriata* Cl. Наук. зап. Одеськ. біолог. ст. — Иванов А. И. (1962). Динамика численности массовых форм фитопланктона северо-западной части Черного моря и лиманов в 1954—1960 гг. Вопросы экологии, 5. — Игнатов Н. К. (1938). Методы санитарно-гигиенических исследований. — Калмыков П. Е., И. Г. Селескериди и К. Т. Осипенко. (1952). Методы гигиенических исследований. — Левшакова В. Д. (1967). Многолетние изменения весеннего фитопланктона Северного Каспия. Тр. Касп. н.-и. инст. рыбн. хоз., 23. — Петрова В. Й. (1960а). Състав и количествено разпределение на фитопланктона във Варненския залив. Изв. на Бот. инст., 7. — Петрова В. Й. (1960б). Количествени промени и «цъфтеж» на *Rhizosolenia calcar-avis* Schul. в Черно море пред български

бряг през 1954—1956 г. Тр. научн. изсл. инст. риб. и рибна пром., 2. — Петрова В. Й. (1963). Фитопланктонът в Черно море пред българския бряг за периода 1954—1957 г. Изв. на Центр. научн. изсл. инст. риб. и рибол., III. — Петрова В. Й. (1964). Фитопланктонът в Черно море пред българския бряг през периода 1958—1960 г. Изв. на инст. по риб. и рибол., V. — Петрова В. Й. (1965). Особенности в развитието на фитопланктона в Черно море пред българския бряг през 1961—1963 г. Изв. на научн. изсл. инст. за рибно стоп. и океаногр., VI. — Петрова В. Й. и Х. Сколка. (1964). Массовое развитие вида *Nitzschia seriata* Cl. в водах Черного моря в 1959 году. Rev. Roum. Biol., ser. bot., 9, 1. — Пицык Г. К. (1963). О качественном составе фитопланктона Азовского моря. Тр. Севастоп. биолог. ст., 16. — Прошкина-Лавренко. А. И. (1963). Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. — Прошкина-Лавренко А. И. и И. В. Макарова. (1968). Водоросли планктона Каспийского моря. — Сколка Х. В. и Н. А. Бодяну. (1963). Исследование фитопланктона прибосфорской части Черного моря. Rev. biol. Akad. la Rep. pop. Roumaine, 8, 1. — Усачев П. И. (1927). О фитопланктоне Азовского моря. Сб. в честь проф. Н. М. Книповича. — Усачев П. И. (1928). О фитопланктоне северо-западной части Черного моря. Резюме докл. Дневник Всес. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. — Усачев П. И. (1948). Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии. Тр. Инст. океанологии, 2. — Bodeanu N. si V. Chirila. (1960). Un caz aparte de «inflorire» a apei în Marea Neagra in primăvara anului 1959. Com. Akad. Rep. Pop. Romîne, 10, 8. — Goldberg E. D. (1952). Iron assimilation by marine diatoms. Biol. Bull. Woods Hole, 102. — Harvey H. W. (1937). The supply of iron to diatoms. Journ. Marin. Biol. Ass. W. K., 22. — Johnston R. (1964). Sea water the natural medium of phytoplankton. Journ. Marin. Biol. Ass. W. K., 44, 1. — Ketchum H. a. A. G. Redfield. (1949). Some physical and chemical characteristics of algae growth in mass culture. Journ. cell. a. compar. physiol., 31, 3. — Petrova B. J. (1965). Sur le phytoplancton de la mer noire devant le littoral Bulgare. Extr. Rapp. et Pr.-verb. réum. C. I. E. S. M-M. 18 (2). — Petrova V. I. si H. Skolka. (1964). Dezvoltarea masivă a speciei *Nitzschia seriata* Cl. în apele mării Negre. Stud. cer. Biol. Ak. Rep. Pop. Romine, ser. bot., 16, 1. — Skolka H. (1958). Citeva consideratii asupra componentei si cantitátii fitoplanctonului Marin din dreptul litoralului rominese al Márii Negre din Anii 1955 si 1956. Hydrobiol., Acad. Rep. Pop. Romine, I.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1969).

УДК 581.176 : 582.475 : 581.526.426

М. А. Абражко

О СОСУЩЕЙ СИЛЕ И ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ *PICEA ABIES* KARSTEN В ЛЕСАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

M. A. ABRAZHKO. ON THE SUCTION FORCE AND THE RESPIRATION RATE OF ROOTS OF *PICEA ABIES* KARSTEN IN THE FORESTS OF THE TAIGA ZONE

Известно, что в пределах однородной в климатическом отношении территории дифференциация лесов на типы определяется в основном изменением почвенно-грунтовых факторов. Это положение хорошо иллюстрирует схема эдафо-фитоценотических рядов типов леса В. Н. Сукачева (1928 г.), в которой предпринята попытка установить связь между основными факторами почвенной среды и структурой, продуктивностью лесных фитоценозов таежной зоны. В дальнейшем, совершенствуя принципы построения эдафо-фитоценотических рядов типов леса, В. Н. Сукачев (Сукачев и др., 1938) неоднократно подчеркивал, что необходимо углубленное изучение сложных зависимостей между режимами почвенно-грунтовых факторов и структурой, физиологическими особенностями растений в сообществах различных типов леса таежной зоны. Только таким путем можно дать правильную качественную и количественную оценку значения того или иного фактора среды в формировании типов леса. Действительно, изучая распределение по почвенному профилю особенности морфологического строения и продолжительность жизни сосущих окончаний корней ели, А. Я. Орлов (1960, 1966) показал, что факторы почвенной среды, влияя на характер размещения корней в почве,

на продолжительность жизнедеятельности сосущей части корневых систем, влекут изменения в структуре и продуктивности типов леса. Однако если строение и особенности биологии корневых систем ели в связи с факторами почвенной среды сейчас изучены довольно подробно, то мы еще мало знаем, как эти факторы влияют на физиологические реакции всасывающих корневых окончаний ели. Стремясь восполнить этот пробел, мы приступили к систематическим наблюдениям над изменением физиологических характеристик сосущих окончаний ели под влиянием таких факторов, как водный режим почвы и условия ее аэрации.

Как известно, наиболее важными физиологическими показателями, характеризующими способность корней поглощать воду и минеральные вещества, а также ход биохимических процессов в корнях, является сосущая сила и интенсивность дыхания корневых окончаний (Сабинин, 1955). Эти физиологические показатели были положены нами в основу сравнительной оценки влияния факторов почвенной среды на физиологическую активность сосущих окончаний корней ели.

Экспериментальная часть работы была выполнена в Центральном лесном госзаповеднике МСХ СССР (Калининская обл., Нелидовский район) в августе 1968 г.

Определения сосущей силы и дыхания корневых окончаний проводились у взрослых деревьев ели в сообществах трех типов, существенно отличающихся друг от друга по режимам почвенно-грунтовых факторов. Из числа этих типов леса ельники кислично-черничные выделяются более благоприятным режимом почвенно-грунтовых вод и условий аэрации. Наоборот, ельники чернично-сфагновые и сфагновые характеризуются большой продолжительностью подтопления почвенно-грунтовыми водами с низким содержанием кислорода.

Краткая характеристика древостоев на экспериментальных участках дана в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Основные лесоводственно-таксационные показатели древостоев (по данным В. А. Алексеева)

Тип леса	Состав древостоя	Средняя высота (в м)	Средний диаметр (в см)	Полнота	Общий запас древесины (в м³/га)	Класс бонитета
Ельник кислично-черничный	$10Е_{110} + Б$	25.5	26.7	0.98	455	II
Ельник чернично-сфагновый	$9Е_{100} + 1Б_{80}$	17.8	19.0	0.98	294	IV
Ельник сфагновый . .	$7Е_{100} + 1С_{200} + 2Б$	12.7	Е — 13.4; Б — 16.5	0.70	136	V[a]

Ельник кислично-черничный на исследуемой территории развивается на среднеподзолистой суглинистой почве, в то время как чернично-сфагновый ельник формируется на торфяно-глеевом подзоле. Ельник сфагновый приурочен к торфяникам, занимающим довольно глубокие слабопроточные понижения.

Особенности почвенно-грунтовых условий оказывают существенное влияние на распределение в почве, а также анатомо-морфологические особенности строения сосущих окончаний ели в различных типах сообществ. С улучшением условий аэрации увеличивается и глубина проникновения корней в почву. Если в сообществе ельника сфагнового основная масса корней сосредоточена в слое почвы 0—10 см, то в чернично-сфагновом ельнике мощность корнеобитаемой толщи возрастает до 15 см. В ельнике кислично-черничном сосущие окончания проникают до 30 см и глубже при максимальной концентрации в поверхностных слоях почвы.

В сфагновом ельнике физиологически активная часть корневой системы ели представлена крупными окончаниями типа ростовых корней. В ельнике кислично-черничном эта часть состоит из многочисленных мелких сосущих окончаний, преимущественно с черной микоризой.

Измерение сосущей силы корней проводилось методом компенсации с помощью рефрактометра. Для этой цели использовались очищенные от почвы мочки корневых окончаний, не отрезанные от основного корня. Время экспозиции корневых окончаний в растворах сахарозы составляло 2—4 часа.[1]

Интенсивность дыхания отрезанных корней значительно ниже, чем у неотрезанных (Якшина, 1966). Поэтому для получения сопоставимых характеристик интенсивность дыхания определялась у корневых окончаний, не отделенных от остальной части корней, как и при определении сосущей силы. Интенсивность дыхания измерялась путем определения концентрации углекислоты в колбах (Вальтер и др., 1957).

Параллельно с определением сосущей силы и дыхания корней велись наблюдения за температурой и влажностью почвы (табл. 2). При вычислении запасов доступной влаги использовался коэффициент завядания, принятый равным 1.5 величины максимальной гигроскопичности данного слоя почвы.

ТАБЛИЦА 2

Средняя температура и влажность почвы в период определения сосущей силы и дыхания корней *Picea abies* Karst.

Тип леса	Дата	Средняя температура почвы (в °С) на глубине:			Запасы доступной влаги (в мм водного слоя)			
		5 см	10 см	20 см	0—10 см	10—20 см	20—30 см	в корнеобитаемом слое
Ельник кислично-черничный	18 VIII	13.4	12.7	11.5	22.7	31.0	29.6	83.3
	19 VIII	13.0	12.0	10.7	24.5	30.8	30.3	85.6
Ельник чернично-сфагновый	20 VIII	13.5	13.0	11.3	26.7	51.6	—	52.5
	21 VIII	13.4	13.0	11.8	—	—	—	—
	23 VIII	14.1	13.7	12.2	22.5	49.2	—	47.1
Ельник сфагновый	20 VIII	13.7	12.7	11.6	32.7	61.9	—	32.7
	22 VIII	14.4	13.9	12.7	29.1	—	—	29.1

Период определения величины сосущей силы и интенсивности дыхания корней характеризуется теплыми солнечными днями с незначительной облачностью.

Как видно из табл. 3, различия между величинами сосущей силы корней в разных типах леса невелики. Эти величины были меньше в ельнике кислично-черничном, больше — в чернично-сфагновом. То, что эти различия сравнительно невелики, можно объяснить относительно хорошей влагообеспеченностью почвы в период наших исследований (табл. 2).

Интересно, что величины сосущей силы корней деревьев ели в сообществах с периодически избыточным увлажнением почв (ельники сфагновые и чернично-сфагновые) оказались выше, чем в ельнике кислично-черничном. Достоверность различий между величинами сосущей силы корней, наблюдавшаяся в периоды определений 20 VIII и 23 VIII (ельник чернично-сфагновый) и 19 VIII (ельник кислично-черничный) была достаточно велика — $t = 2.7$ и более.

Известно, что сосущая сила корней зависит от физиологического состояния самих растений и от степени увлажнения почвы. Но, как справедливо указывает И. Славикова (Slavikova, 1965), этот показатель

[1] Работа по определению сосущей силы корней выполнена совместно с В. И. Абражко.

ТАБЛИЦА 3

Сосущая сила и дыхание корней деревьев ели *Picea abies* Karsten (18—23 VIII 1968)

Типы леса	Дата	Сосущая сила корней (в атм.)			Интенсивность дыхания корней (в мг CO_2 на 100 г сырого веса в час)		
		средняя величина	крайние значения	количество определений	средняя величина	крайние значения	количество определений
Ельник кислично-черничный	18 VIII	4.43±0.81	2.43—7.14	6	58.4±10.1	34.5—84.8	6
	19 VIII	3.84±0.47	2.19—5.72	8	30.1±3.8	18.2—48.0	8
Ельник чернично-сфагновый	20 VIII	5.56±0.26	5.37—6.48	4	—	—	—
	21 VIII	—	—	—	16.8±1.2	10.6—21.5	9
	23 VIII	5.75±0.53	4.41—8.15	9	21.2±1.4	18.0—26.6	8
Ельник сфагновый	20 VIII	4.90±0.89	1.07—7.48	10	—	—	—
	22 VIII	5.48±0.65	1.36—7.35	10	28.7±4.9	15.6—61.0	10

зависит также от пространственного размещения и анатомо-морфологических особенностей строения корневых систем растений. Эти факторы косвенно влияют на величину сосущей силы корней, так как условия влагообеспеченности растений зависят как от запасов влаги в тех горизонтах почвы, в которых размещены корни, так и от анатомо-морфологических особенностей их строения.

Из полученных данных видно, что в сообществе ельника кислично-черничного влагозапасы корнеобитаемого слоя были бо́льшими, чем в сообществах сфагновой группы: в сообществе ельника кислично-черничного 83.3—85.6 мм водного слоя, а в ельниках чернично-сфагновом и сфагновом соответственно 47.1—52.5 мм и 29.1—32.7 мм.

В ельниках чернично-сфагновом и сфагновом основная масса корней размещается в самом верхнем торфянистом горизонте, влажность которого подвержена значительным колебаниям. Неудивительно поэтому, что со снижением влажности верхнего слоя почвы сосущая сила корней ели в заболоченных фитоценозах может возрастать, превышая соответствующие величины, наблюдаемые в сообществах на хорошо дренированных почвах.

Иную картину мы наблюдаем в отношении интенсивности дыхания корней. Как видно из табл. 3, интенсивность дыхания корней выше у деревьев в ельнике кислично-черничном. Наблюдения показывают, что температура почвы (табл. 2) в изучаемых типах леса в этот период была практически одинаковой. Так что температурные условия безусловно не могли служить причиной различий в интенсивности дыхания корней ели в различных типах.

Достоверность различий особенно значительна при сравнении величин интенсивности дыхания корней, полученных в ельнике кислично-черничном и чернично-сфагновом ($t = 2.2$ и более). Различия между интенсивностью дыхания корней в ельниках чернично-сфагновых и сфагновых невелики, а в некоторые сроки (например, 19 VIII и 22 VIII) по существу недостоверны. Однако и в ельнике сфагновом интенсивность дыхания корней ели заметно выше, чем в чернично-сфагновом.

Таким образом, если сопоставить величины сосущей силы и дыхания корней по типам леса, то выясняется, что с улучшением условий аэрации почвы сосущая сила корней снижается, а интенсивность дыхания, наоборот, несколько повышается. Однако такое соотношение между величинами сосущей силы и интенсивностью дыхания корней наблюдалось нами в периоды достаточной влагообеспеченности древостоев. Наши наблюдения имели кратковременный характер и не отражают всех сложных и разнообразных ситуаций, которые возникают в природе на протяжении одного или нескольких вегетационных периодов. Так, например, в пери-

оды избыточного атмосферного увлажнения, когда уровень верховодки в ельнике сфагновом поднимается к самой поверхности почвы, сосущая сила корней здесь становится заметно ниже, чем в ельнике кислично-черничном.

Изложенный выше фактический материал позволяет сделать некоторые предварительные выводы.

Судя по интенсивности дыхания корней ели, в периоды достаточной влагообеспеченности почвы интенсивность физиологических процессов в корнях деревьев высокопродуктивных сообществ бывает выше, чем в низкопродуктивных, заболоченных.

В периоды пониженной влажности почвы сосущая сила корней ели в сообществах с избыточной сезонной переувлажненностью почвы и плохой аэрацией может оказаться выше, чем в фитоценозах, произрастающих на хорошо дренированных почвах.

Очевидно, что эколого-физиологические исследования корневых систем дают весьма ценную основу для расшифровки сложных связей между растениями и факторами среды.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер О. А., Л. М. Пиневич и Н. Н. Варасова. (1957). Практикум по физиологии растений с основами биохимии. — Орлов А. Я. (1960). Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 65, 3. — Орлов А. Я. (1966). Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. В кн.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества. — Сукачев В. Н., П. Л. Богданов, С. Я. Соколов, А. П. Шенников. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Якшина А. М. (1966). К методике определения интенсивности дыхания у лесного подроста. Бот. журн., 51, 1. — Slavikova J. (1965). Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. Preslia, 37.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград.

(Получено 20 V 1969).

УДК 582.475 (118) (479.22)

А. А. Колаковский

НОВЫЕ ВИДЫ *PINUS* И *CATHAYA EUROPAEA* SVESHN. ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ФЛОР ГРУЗИИ

С 2 рисунками и 1 таблицей рисунков

A. A. KOLAKOVSKY. NEW SPECIES OF *PINUS* AND THE *CATHAYA EUROPAEA* SVESHN. FROM THE TERTIARY FLORAS OF THE GEORGIAN S. S. R.

Шишки ископаемых *Pinaceae* представляют большой интерес в связи с возможностью достоверного определения их.

Наличие шишек, в особенности хорошей сохранности, позволяет восстановить пути эволюционного развития отдельных родов или других крупных таксонов и этим обеспечивает относительную геохронологию надежной документацией.

В результате довольно интенсивных палеоботанических исследований, проведенных в Грузии за последние 20 лет, наши сведения по видовому составу рода *Pinus* значительно обогатились. Произведенный нами (Колаковский, 1965) пересмотр ископаемых шишек сосен показал, что в третичное время на территории Грузии произрастало 8 видов, относящихся к 2 основным подродам и к 5 секциям рода *Pinus*.

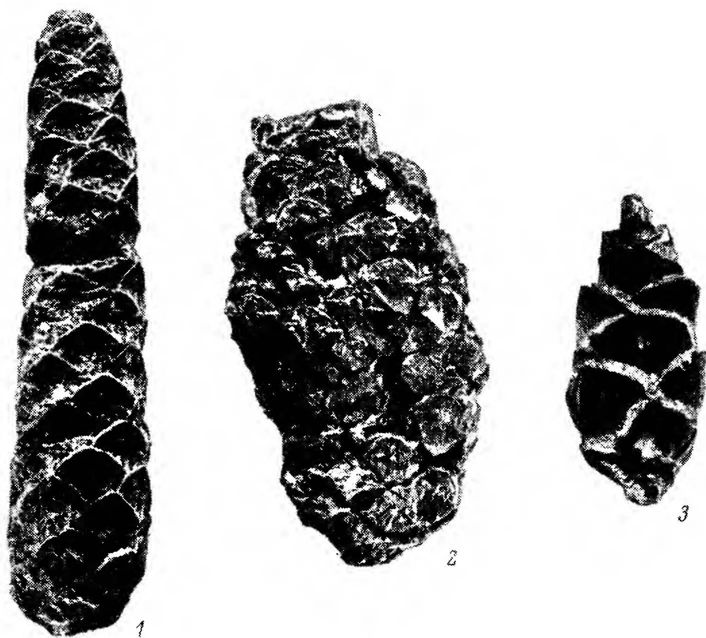
В данной статье описываются еще 2 новых вида сосен: *P. medeyi* m. из олигоцена Вост. Грузии — наиболее древний тип сосны с узкоцилиндрическими шишками, относящийся, по-видимому, к подроду *Diploxylon* и *P. paraeuxina* m. — вид из этого же подрода, из секции *Banksia*, наиболее широко распространенной в Грузии в третичное время.

Кроме того, весьма ценным палеоботаническим документом является прекрасной сохранности шишка *Cathaya europaea* Sveshn. из сармата Абхазии. Из двух известных ныне шишек этого рода первая, являющаяся голотипом *C. europaea* Sveshn., была найдена в олигоцене Германии.

Pinus medeyi[1] Kolakovsky sp. n.

(Таблица, *1*)

Голотип: окаменелая шишка, образец 1133, собранная М. Узнадзе в майкопских отложениях Вост. Грузии, на склоне г. Цилубани. Коллекция Сухумского ботанического сада.



Таблица

1 — *Pinus medeyi* Kol. Обр. 1133, Вост. Грузия. г. Цилубани, собр. М. Узнадзе; *2* — *Pinus paraeuxina* Kol. Обр. МБ-П-1760, собр. А. Колаковский, Н. Ратиани и А. Шакрыл; *3* — *Cathaya europaea* Sveshn. Обр. Гв-508, собр. А. Колаковский, Н. Ратиани и А. Шакрыл (*1* и *2* — × 0.7,3 — натуральная величина).

Диагноз: шишка почти правильно узкоцилиндрическая, 11 см дл., в нижней части 2.5 см, а в верхней 2 см шир. Щитки плоские или слегка выпуклые, ромбические, по верхнему краю закругленные или широкотреугольные, с туповатой верхушкой, не утолщенные, в нижней части шишки (7) 10 мм выс. и (8) 12 мм шир., в средней (8) 9 мм выс. и (11) 12 мм шир., а в верхней (7) 8 мм выс. и (8) 10 (12) мм шир. Довольно хорошо выражен поперечный киль в виде возвышающейся тонкой линии, иногда с выдающимися бугорками; кроме того, на поверхности щитка имеются радиально расходящиеся полоски и ложбинки. Пупок 1.5—3 мм выс. и 3—4 мм шир., резко отграничен от остальной поверхности щитка ясной вдавленной контурной линией, вдоль которой по всему пупку возвышается кольцевой валик. Валик в верхней половине пупка более приподнятый, с бугорками в центре и по бокам, а в нижней — менее выраженный, часто приплюснутый, пупок в центральной части резко вдавленный с поперечноовальной ямкой.

---

[1] Вид назван именем палеоботаника Медеи Узнадзе.

Сравнение: тип узкоцилиндрических шишек филогенетически более древний и свойствен в основном современным видам из подрода *Haploxylon* (*P. abies* Karsten, *P. peuce* Griseb., *P. monticola* Dougl. et Lamb., *P. strobus* L.); шишки сосен этого подрода довольно широко известны и в ископаемом состоянии. В подроде же *Diploxylon* как у современных (Show, 1914), так и у ископаемых видов цилиндрические шишки крайне редки. В палеоботанической литературе мы нашли указание только на один ископаемый вид с цилиндрическими шишками — *P. andraei* Coem. из мела Бельгии. У этого вида, по данным Цемана (Coemans, 1867), шишки такой же формы и размера, как и у описываемого, но щитки у нее придавленно-пирамидальные, нередко многоугольные, по верхнему краю утолщенные.

Некоторые другие виды сосен с почти цилиндрическими, но большей частью с яйцевидноцилиндрическими шишками из подрода *Diploxylon* описаны Сапорта (Saporta, 1865) из нижнего миоцена Армиссана (*P. princeps* Sap., tab. III, 7; *P. glyptocarpa* Sap., tab. III, 6; *P. gomolepis* Sap., tab. III, 8; *P. resurgens* Sap., tab. IV, 3). Шишки указанных видов очень сходны, имеют более или менее ясно выраженные пупки и скорее всего относятся к одному виду, вероятно, близкому к канарской сосне.

Таким образом, *P. medeyi* может считаться очень редким, вымершим, вероятно, в начале неогена, представителем группы сосен, имеющей связи с соснами из подрода *Diploxylon*.

Геологическое распространение. Вид известен только из олигоцена (майкоп?) Вост. Грузии (таблица, *1*).

Pinus paraeuxina Kolakovsky sp. n.

(Таблица, *2*)

Голотип: лигнитизированная шишка с обломанной верхушкой, образец МБ-П-1760, собранная А. Колаковским, Н. Ратиани и А. Шакрыл в сарматских отложениях Гудаутского района Абхазии, близ с. Мугудзырхва. Коллекция Сухумского ботанического сада.

Диагноз: шишка сильно сплюснутая, в очертании удлиненноконусовидная (судя по отпечатку в породе), без верхушки 8.5 см дл., а на отпечатке 12 см дл. и 4 см шир. Щитки в нижней части шишки треугольные, часто с вогнутыми сторонами, на верхушке своей закругленные, реже тупотреугольные, в средней части шишки почти

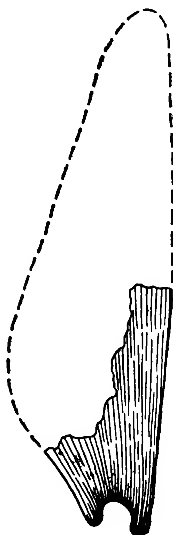


Рис. 1. *Pinus* sp. Обломок крыла семени.

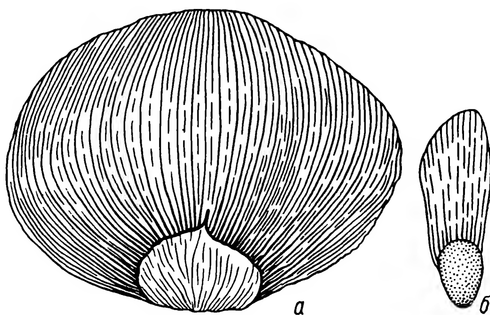


Рис. 2. *Cathaya europaea* Sveshn.
а — семенная и кроющая чешуи; б — семя с крылом.

ромбические; 11.4 мм шир. и 8.9 мм выс. (среднее из 10 измерений). Поверхность щитка плоская или несколько пирамидально возвышенная, особенно в верхней части шишки, радиально морщинистая, с поперечным килем, возвышающимся около пупка в виде 2 неправильных туповатых пирамидок с отходящими возвышенными лучами; нередко заметен также вертикальный киль. Пупки поперечноовальные, 33 мм шир. и 1.8 мм

выс. (из 10 измерений), большей частью плоские или несколько возвышенные, с небольшим поперечным (или еще с вертикальным) валиком (продолжение килей на пупке), более сильно выдающимся на щитках в верхней части шишки.

Кроме того, имеется отпечаток более мелкой, также продолговато-конусовидной шишки, 7.5 см дл. и 3 см шир. (образец МБ-П-1770), а также обломок крыла семени (*Pinus* sp.), вероятно относящийся к данному виду (рис. 1).

Сравнение: Шишки *P. paraeuxina* более удлиненные, чем у *P. euxina* Kol. (Колаковский, 1965, табл. II, 2—4), но ясно конические, а не цилиндрические, как у *P. praepithyusa* Palib. (Колаковский, 1965, табл. II, 1). Щитки более мелкие, с отношением ширины к высоте равным 1.3, в то время как у *P. euxina* это отношение составляет 1.8—1.9. Также отличны форма и размер пупка, у *P. paraeuxina* он более вытянут в ширину, 3 мм шир. и 1.8 мм выс., а у *P. euxina* он более овальный, 3—4 мм шир. и 2—3 мм выс. Для *P. paraeuxina* особенно характерны почти не возвышающиеся пупки, в то время как у *P. euxina* они часто приподняты в виде тупой пирамидки, в особенности на образце П = 281 из понта Пицунды.

По всем отмеченным признакам *P. paraeuxina* хорошо отличается как от ископаемых *P. paraepithyusa* Palib. и *P. sarmatica* Palib. (Palibin, 1906, табл. I, 1, 2), так и от современных видов, близких к *P. halepensis* s. l., также относящихся к секции *Banksia*.

Геологическое распространение. Вид отмечен только для сармата Абхазии (таблица, *2*).

Cathaya europaea Sveshn.

(Таблица, *3*)

Голотип: *Keteleeria* cf. *loehrii* Kirchheimer, 1939 : 262—264, рис. 1; Свешникова, 1964 : 130, табл. XI, 14, из среднего—верхнего олигоцена Германии.

Исследованные образцы: лигнитизированная шишка прекрасной сохранности, образец Гв=508, собранная А. Колаковским, Н. Ратиани и А. Шакрыл в сарматских (?) отложениях, близ с. Гвада в Абхазии. Коллекции Сухумского ботанического сада.

Описание: шишка яйцевиднопродолговатая, наверху заостренная, 3.8 см дл. и 1.8 см шир. в нижней части. Семенные чешуи широко яйцевидноокруглые, 1.5—1.7 см дл. и 1.6—2.0 см шир., с тонким краем, несколько наружу отклоненные. Кроющая чешуя, обнаруженная только в нижней части шишки, из широко округлого основания, тупотреугольная, суженная в острие, 3 мм выс. и 4 мм шир., в 4 раза короче прилегающей семенной чешуи (рис. 2, *а*). Семя обратнояйцевидноконусовидное, с довольно широким крылом около 1 см дл. (рис. 2, б).

Сравнение: по размеру и по форме найденная нами шишка *C. europaea* Sveshn. почти не отличима от голотипа, а также от шишек современных *C. argyrophylla* Chun et Kuang и *C. nanchuanensis* Chun et Kuang, изображенных в работах Чэна и Куана (1958) на табл. I, 1 и Свешниковой (1964) на табл. XI, 13. Наличие широкой с острием кроющей чешуи в основании собранной нами шишки не оставляет сомнения в принадлежности ее к роду *Cathaya*. Что же касается *C. loehrii* (Engelh. et Kink.) Chun et Kuang, то отнесение ее к роду *Cathaya* является ошибочным (Свешникова, 1964 : 127), ибо шишка *Keteleeria loehrii*, описанная Энгельгардтом и Кинкелином (Engelhardt et Kinkelin, 1908 : 216), изображенная ими на табл. XXVI, 7а, цилиндрическая, значительно более крупная (8.7 см дл.), с большим числом семенных чешуй.

Шишки *C. europaea* Sveshn. из олигоцена Германии и сармата Абхазии по ряду признаков резко отличаются от шишки *C. jacutica* Karav., описанной из миоцена Мамонтовой горы в Центр. Якутии (Караваев, 1960). Судя по диагнозу и рис. 1—2, шишка эта вероятной длины 5 (?) см

и 1.9 см шир., семенные чешуи при этом многочисленные, размещающиеся в 3 ряда по ширине одной из сторон шишки, более мелкие, с ширококлиновидным основанием. Кроющие чешуи яйцевидноокруглые, на верхушке треугольно суженные, с очень коротким острием.

Таким образом, по всему комплексу признаков (исключая кроющие чешуи) шишку *C. jacutica* Karav. навряд ли можно отнести к роду *Cathaya* и не исключена принадлежность ее к особому роду *Pinaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Караваев М. Н. (1960). Два новых вида хвойных (*Cathaya jacutica* m. и *Pinus sukaczewii* m.) из третичных отложений Центральной Якутии. Тр. МОИП, III. — Колаковский А. А. (1965). Третичные сосны Западной Грузии. Бот. журн., 50, 7. — Свешникова И. Н. (1964). Представитель рода *Cathaya* (*Pinaceae*) из плиоцена Абхазии. Палеонтолог. журн., 2. — Чэн Хуань-юн и Куан Кэ-жень. (1958). Новый род *Pinaceae—Cathaya* Chun et Kuang gen. n. из Южного и Западного Китая. Бот. журн., 43, 4. — Coemans E. (1867). Description de la flore fossile du premier Etage du terrain cretacee du Hainant. Mem. Acad. Roy. Sci. Belg., 36. — Engelhardt H. u. F. Kinkelin. (1908). Oberpliozäne Flora und Fauna des Untermaintales, insbesondere der Frankfurter Klärbeckens. Abhandl. Senkenberg. naturforsch. Ges., 29. — Kirchheimer F. (1939). Über die botanische Zugehörigkeit weiterer Frucht und Samenreste, besonders aus den Braunkohlenschichten Sachens. Planta, 29, 2. — Palibin I. (1906). Über die Flora der sarmatischen Ablagerungen der Krym und Kaukasus. Verhandl. d. Russ. Miner. Ges., XLII, 1. — Saporta G. (1865). Etudes sur la Végétation du Sud-Est de la France. Deux Part. Ann. Sci. Nat., ser. V, IV.

Ботанический сад
Академии наук
Грузинской ССР,
г. Сухуми.

(Получено 23 VIII 1968).

УДК 541.144.7 : 633.15+581.12

Ю. А. Петрухин

ВОВЛЕЧЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА *Zea mays* L. В ДЫХАНИЕ

U. A. PETRUKHIN. THE IMPLICATION OF THE PRODUCTS OF PHOTOSYNTHESIS INTO THE RESPIRATION IN *ZEA MAYS* L.

Некоторые авторы, изучавшие обмен CO_2 зеленых листьев, пришли к выводу, что у кукурузы на свету процесс дыхания отсутствует. Мейднер (Meidner, 1962) и Форрестер с сотрудниками (Forrester и др., 1966) сделали такой вывод на основании изучения углекислотного компенсационного пункта (УКП), величина которого у кукурузы равна нулю. На свету в атмосфере, лишенной CO_2, листья кукурузы не выделяют CO_2, по крайней мере в таком количестве, которое можно зарегистрировать инфракрасным газоанализатором (Moss, 1966a; El-Sharkawy и др., 1967). Наконец, тот факт, что при перенесении листьев кукурузы со света в темноту в первые 60—100 сек. темнового периода не наблюдается усиленного выделения CO_2, как это происходит у табака, сои, пшеницы и других растений, также рассматривается как отсутствие у кукурузы фотодыхания (Forrester и др., 1966). Необходимо отметить, что у *Sorghum vulgare* и *Amaranthus edulis* также не зарегистрировано выделение CO_2 на свету в атмосфере, лишенной CO_2 (El-Sharkawy и др., 1967).

Упомянутые выше работы выполнены на высоком методическом уровне и их фактические результаты не вызывают никаких сомнений. Однако интерпретация результатов этих экспериментов как доказательство отсутствия у кукурузы фотодыхания представляется нам преждевременной по следующим причинам: 1) нулевое значение УКП может быть вызвано как прекращением процесса дыхания, так и тем, что вся CO_2, выделяющаяся в процессе дыхания, быстро реассимилируется зелеными клетками листа; тот факт, что плато насыщения фотосинтеза лежит выше тех концентраций

CO_2, которые складываются в атмосфере в естественных условиях, делает предположение о реассимиляции углекислоты дыхания достаточно вероятным; кроме того, в опытах с кукурузой Мейднера (1962) нулевое значение УКП складывалось только при определенной температуре и интенсивности света, и при изменении условий эксперимента величина УКП существенно отличалась от нуля (табл. 1); в опытах В. Л. Вознесенского (1968) величина УКП листьев кукурузы варьировала в зависимости от температуры и интенсивности света, но никогда не опускалась ниже 0.5 ppm; 2) при измерении газоанализаторами выделения CO_2 зелеными листьями на свету из атмосферы предварительно удаляют CO_2; в таких условиях фотосинтез прекращается или сильно снижается из-за отсутствия CO_2; не исключено, что при этом способность зеленых клеток к реассимиляции CO_2 проявляется сильнее, чем в атмосфере с нормальным содержанием углекислоты; если же в дыхании преимущественно используются свежие продукты фотосинтеза, то нарушение (тем более прекращение) работы фотосинтетического аппарата может оказать существенное влияние на дыхание; в связи с этим представляется, что поддержание фотосинтеза на нормальном уровне является не менее важным, чем контроль за температурой, интенсивностью света, водообеспечением и другими факторами окружающей среды; 3) при изучении гликолевой кислоты как специфического субстрата фотодыхания (Moss, 1966б; Zelitch, 1966) выяснилось, что не только у табака (растения, обладающего высокой скоростью фотодыхания), но и у кукурузы метаболизация гликолата на свету протекает с образованием CO_2; хотя у кукурузы этот процесс выражен значительно слабее, чем у табака, говорить об отсутствии фотодыхания у кукурузы нет оснований; 4) в листьях кукурузы есть как фотосинтезирующие, так и гетеротрофные клетки; опыты Гронер (Groner, 1936) показали, что свет не оказывает влияния на дыхание листьев кукурузы, лишенных хлорофилла и вследствие этого неспособных к фотосинтезу; вероятно, гетеротрофные клетки зеленого листа на свету выделяют углекислоту, которая, однако, не регистрируется с помощью существующих методов.

ТАБЛИЦА 1

Зависимость между температурой и интенсивностью света и величиной УКП (по Meidner, 1962)

Интенсивность света (футосвечей)	Величина УКП (ppm) при различной температуре			
	25°	30°	35°	40°
150	0.5	2.8	12.7	38.0
300	0.0	2.5	4.0	7.0
900	0.0	1.5	2.2	5.5
1200	0.0	0.2	1.5	3.8

Чтобы охарактеризовать процесс дыхания зеленых листьев всесторонне, одних результатов по обмену CO_2 недостаточно. Для этого необходимо также знать особенности обмена кислорода и метаболизм тех веществ, которые могут играть роль субстратов дыхания. Насколько нам известно, подобные работы с кукурузой не публиковались.

Описываемые ниже опыты были проведены для того, чтобы выяснить, как влияют свет и темнота на использование продуктов фотосинтеза в дыхании. Обычными газометрическими приборами практически невозможно зарегистрировать углекислоту, выделяемую зелеными листьями на свету в обычной атмосфере, поскольку одновременно происходит более мощное поглощение CO_2 в результате фотосинтеза. Применение радиоактивного углерода C^{14} дает возможность преодолеть эту методическую трудность и проводить эксперимент без подавления важнейшей функции листа — фотосинтеза.

Методика

Опыты проводились летом 1967 и 1968 гг. Растения кукурузы (гибрид Буковинская-3) выращивались на опытном участке. В 1967 г. использовались взрослые, в 1968 г. — молодые растения (фаза трех-четырех листьев). Для сравнения были взяты листья клевера красного, картофеля (сорт Берлихинген), мятлика сизоватого,

тополя черного и липы мелколистной. Представлялось интересным проследить, как влияет дефицит эндогенных субстратов дыхания на участие продуктов фотосинтеза в дыхании. Для этого листья (в 1967 г.) или целые растения (в 1968 г.) за 48 часов до начала опыта закрывались колпаками из черной бумаги (в дальнейшем изложении такие листья обозначаются как «истощенные»). Кроме того, в одном из вариантов производилось исключение CO_2 из атмосферы во время освещения. В 1967 г. опыты проводились в лаборатории при интенсивности света около 6000 люкс. В 1968 г. опыты проводились на открытом воздухе при естественном освещении.

Схематически эксперимент включал два этапа: 1) проведение фотосинтеза в атмосфере, содержащей $C^{14}O_2$; 2) регистрация $C^{14}O_2$, выделяющейся из листьев в последующий период. Методика проведения фотосинтеза в атмосфере с $C^{14}O_2$ в 1967 и 1968 гг. была одинаковой. Для этого срезанные листья помещались в листовую камеру из органического стекла объемом 200 см^3 ($10\times20\times1$ см), в которую из газгольдера медицинским шприцем вводилась газовая смесь, содержащая $C^{14}O_2$. В такой атмосфере листья выдерживались 5 мин., и после удаления остатков $C^{14}O_2$ листовая камера на 2 часа или помещалась на свет, или закрывалась черной бумагой.

В 1967 г. радиоактивность выделяющейся из листьев углекислоты регистрировалась непосредственно. Для этого с помощью микрокомпрессора, соединенного с «выходом» листовой камеры, газовая смесь из листовой камеры подавалась в камеру с торцевым счетчиком, соединенным с радиометром. Скорость тока воздуха через листовую камеру 20—25 л/час. Для исключения CO_2 создавалась замкнутая циркулирующая система. При этом микрокомпрессор соединялся со «входом» и «выходом» листовой камеры, а между камерой со счетчиком и микрокомпрессором помещались большие пробирки со щелочью для поглощения CO_2.

В 1968 г. углекислота воздуха, поступающего из листовой камеры со скоростью 90 л/час, поглощалась щелочью бария, и ее радиоактивность измерялась в виде осадка $BaC^{14}O_3$. Во всех случаях через листовую камеру прокачивался обычный воздух.

После окончания опыта листья фиксировались 3 мин. парами кипящего 96%-го этанола и высушивались при 60°. За исходную активность листьев принималась сумма радиоактивности высушенных листьев, выделившейся $C^{14}O_2$ и тех веществ, которые экстрагировались из листьев при их фиксации. Опыты проводились в 4-и 8-кратной повторности. Цифровые результаты статистически обрабатывались (Рокицкий, 1967).

Результаты и их обсуждение

Необходимо подчеркнуть, что выделение $C^{14}O_2$ характеризует лишь степень вовлечения продуктов фотосинтеза в дыхание, но не исчерпывает полностью обмен CO_2 при дыхании.

Как показывают результаты проведенных опытов (табл. 2 и 3), у всех изученных растений продукты 5-минутного фотосинтеза участвуют в дыхании как в темноте, так и на свету. Общим для этих растений является и то, что на свету выделялось $C^{14}O_2$ значительно меньше, чем в темноте. Вопреки ожидаемому оказалось, что по выделению $C^{14}O_2$ на свету (опыты 1967 г.) кукуруза практически не отличается от тополя и липы, а от остальных растений отличается не очень сильно. Однако у кукурузы очень резко выражено влияние света на вовлечение продуктов фотосинтеза в дыхание: на свету из листьев кукурузы выделяется $C^{14}O_2$ в 8—13 раз меньше, чем в темноте. Можно предположить несколько вероятных причин такого эффекта. Во-первых, свет очень сильно ингибирует процессы дыхания. Во-вторых, бóльшая часть CO_2, выделяемая листьями на свету, быстро реассимилируется на нужды фотосинтеза. В-третьих, во время 5-минутного фотосинтеза какая-то часть $C^{14}O_2$ не включилась в фотосинтетический цикл и осталась рыхло связанной на поверхности протоплазмы. В дальнейшем при освещении эта углекислота ассимилируется, а в отсутствие света выделяется в окружающий воздух.

ТАБЛИЦА 2

Выделение $C^{14}O_2$ листьями различных растений (в % от исходной активности; опыт 1967 г.)

Условия опыта	Мятлик	Картофель	Клевер	Тополь	Липа
Свет	1.00±0.24	1.00±0.20	1.60±0.20	0.54±0.13	0.54±0.10
Темнота	3.80±1.30	3.90±0.50	8.50±2.25	3.50±0.50	3.70±1.10

ТАБЛИЦА 3

Выделение $C^{14}O_2$ листьями кукурузы за 2 часа (в % от исходной активности)

Условия опыта	Вариант			
	взрослые растения (1967 г.)		молодые растения (1968 г.)	
	нормальные листья	«истощенные» листья	нормальные листья	«истощенные» листья
Свет + CO_2 . . .	0.52 ±0.14	2.10 ±0.90	2.90 ±0.80	3.40 ±1.00
Свет — CO_2 . . .	0.50 ±0.13	1.30 ±0.45	—	—
Темнота	6.90 ±1.10	14.70 ±5.30	22.80 ±4.20	20.20 ±4.60

Реальность последней из названных причин не была проверена экспериментально из-за методических трудностей. Для проверки ингибирующего действия света на дыхание был проведен опыт с различными режимами освещения. Для этого после 5-минутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$ листьям создавались такие условия, когда они в течение двух часов подвергались воздействию света и темноты одинаковой суммарной продолжительности (по 1 часу), но в различных комбинациях световых и темновых переходов. Некоторые авторы (Brown, 1953; Whittingham, 1954) показали, что прерывистое освещение периодичностью в 1 и 3 мин. не оказывает существенного влияния на фотосинтетический и дыхательный обмен кислорода у хлореллы. Результаты нашего опыта (табл. 4) показали, что режим освещения не оказал существенного влияния на общее количество выделившейся $C^{14}O_2$. Однако доля $C^{14}O_2$, выделившаяся в световые периоды, существенно меняется в зависимости от чередования периодов света и темноты. При прерывистом освещении с интервалами «свет — темнота» в 3 мин. свет не тормозил вовлечение продуктов фотосинтеза в дыхание, как это происходит при непрерывном освещении. В связи с этим интересно отметить, что Гронер (1936) обнаружила непродолжительное стимулирование дыхания у гетеротрофных листьев кукурузы при переносе их из темноты на свет.

ТАБЛИЦА 4

Вовлечение продуктов фотосинтеза кукурузы в дыхание при различных режимах освещения (опыт 1967 г.)

Показатели	Режимы освещения			
	1 час темноты + 1 час света	1 час света + 1 час темноты	прерывистое освещение (2 часа)	
			интервалы 15 мин.	интервалы 3 мин.
Выделение $C^{14}O_2$ (% от исходной активности)	2.00 ±0.46	1.00 ±0.20	2.20 ±0.50	2.16 ±0.75
Процент $C^{14}O_2$, выделившейся за световой период	7	26	30	59
Процент $C^{14}O_2$, выделившейся за темновой период . . .	93	74	70	41

Не исключена возможность того, что зеленые листья на свету могут реассимилировать углекислоту дыхания. Это, вероятно, является наиболее существенной причиной того, что вопрос о влиянии света на дыхание зеленых листьев еще далек от своего однозначного решения. Реассимиляция CO_2 может происходить как внутри клетки, так и другими зелеными клетками листа после того, как CO_2 выделится в окружающую атмосферу.

Методически очень трудно измерить реассимиляцию CO_2 внутри клетки, хотя предпринимаются попытки сделать это косвенным путем (El-Sharkawy и др., 1967). Мы попытались учесть реассимиляцию той углекислоты, которая уже выделилась из листа. Для этого листья, содержащие радиоактивные продукты 5-минутного фотосинтеза, помещались в листовую камеру, чередуясь с обычными листьями. Через камеру прокачивался обычный воздух со скоростью 90 л/час, и углекислота из этого воздуха поглощалась щелочью. Камера с листьями находилась при естественном освещении. Через 2 часа листья фиксировались кипящим этанолом, после чего высушивались и радиометрировались. Радиоактивность углекислоты просчитывалась в виде осадка $BaC^{14}O_3$. Измерения показали (табл. 5), что в среднем из общего количества выделившейся $C^{14}O_2$ только 1/3 была зарегистрирована в виде $C^{14}O_2$, а 2/3 реассимилировались зелеными листьями. Очевидно, размер такой реассимиляции можно существенно увеличить, если воздух через камеру прокачивать с меньшей скоростью (Быков, 1962). Таким образом, в условиях наших экспериментов мы регистрировали только меньшую часть той $C^{14}O_2$, которая выделялась из листьев на свету. Следовательно, свет в действительности значительно слабее ингибирует вовлечение продуктов фотосинтеза в дыхание, чем это представляется при сравнении выделения $C^{14}O_2$ на свету и в темноте. К сожалению, методические трудности не позволяют установить, из каких клеток листа — гетеротрофных или фотосинтезирующих — выделяется CO_2 на свету.

ТАБЛИЦА 5

Реассимиляция листьями кукурузы $C^{14}O_2$, выделяющейся на свету (в % от исходной активности; опыты 1968 г.)

Показатели	Номер опыта							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Выделилось всего $C^{14}O_2$	2.70	6.30	3.60	3.70	4.70	2.80	4.20	2.60
Зарегистрировано в виде $BaC^{14}O_3$	0.90	3.00	0.80	0.80	2.50	1.00	0.60	0.50
Реассимилировано	1.80	3.30	2.80	2.90	2.20	1.80	3.60	2.10

Интересно отметить, что приемы, направленные на уменьшение эндогенных субстратов дыхания (предварительное затемнение листьев, исключение CO_2 при освещении), не оказали заметного влияния на газообмен листьев (выделение $C^{14}O_2$) — факт, заслуживающий дальнейшего изучения.

Некоторые авторы (Forrester и др., 1966; Zelitch, 1966) предполагают, что отсутствие фотодыхания — одна из причин высокой продуктивности кукурузы по сравнению с другими растениями (соя, табак). Из вышеизложенных опытов видно, что продукты фотосинтеза кукурузы вовлекаются в процессы дыхания и на свету. Поскольку взаимоотношения между дыханием и продуктивностью растения изучены совершенно недостаточно, нам кажется преждевременным рассматривать фотодыхание как непроизводительную трату органических веществ. Не исключено, что в метаболическом и энергетическом аспекте фотодыхание, как и дыхание в темноте, имеет существенное значение в том числе и для общей продуктивности растения.

Выводы

1. Продукты 5-минутного фотосинтеза кукурузы, картофеля, клевера, мятлика, липы и тополя в последующий период поступают в дыхание как в темноте, так и на свету. Доля продуктов фотосинтеза, вовлеченных

в дыхание на свету, у кукурузы была такой же, как у тополя и липы, и меньше, чем у клевера, мятлика и картофеля.

2. Непрерывное освещение в 8—13 раз уменьшает видимое выделение $C^{14}O_2$ листьями кукурузы по сравнению с темнотой.

3. При прерывистом освещении с интервалами «свет — темнота» в 3 мин. свет не препятствует поступлению продуктов фотосинтеза в дыхание.

4. Бо́льшая часть углекислоты, выделяемой листьями кукурузы в окружающую атмосферу на свету, реассимилируется соседними участками листа.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. (1962). К анализу кинетики газообмена на свету. Экспериментальная часть. Физиология растений, 9, 4 : 408—414. — Вознесенский В. Л. (1968). Об углекислотном компенсационном пункте газообмена у растений. Бот. журн., 53, 5 : 586—598. — Рокицкий П. Ф. (1967). Биологическая статистика. — Brown A. H. (1953). The effects of light on respiration using isotopically enriched oxygen. Amer. Journ. Bot., 40, 9 : 719—729. — El-Sharkawy M. A., R. S. Loomis, W. A. Williams. (1967). Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. Physiol. Plant., 20, 1 : 171—186. — Forrester M. L., G. Krotkov, C. D. Nelson. (1966). Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration, and respiration in detached leaves. Plant Physiol., 41, 3 : 428—431. — Groner M. G. (1936). Respiration of green and chlorophyll deficient types in maize. Amer. Journ. Bot., 23, 6 : 381—385. — Meidner H. (1962). The minimum intercellular-space CO_2-concentration (Г) of maize leaves and its influence on stomata movements. Journ. Exptl. Bot., 13, 38 : 284—293. — Moss D. N. (1966a). Respiration of leaves in light and darkness. Crop. Sci., 6 : 351—354. — Moss D. N. (1966б). Glycolate as a substrate for photorespiration. Plant Physiol., 41, 6 : XXXVIII. — Whittingham C. P. (1954). Photosynthesis in *Chlorella* during intermittent of long periodicity. Plant Physiol., 29, 5 : 473—477. — Zelitch I. (1966). Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidaze. Plant Physiol., 41, 10 : 1623—1631.

Педагогический институт,
г. Пермь.

(Получено 26 II 1969).

УДК 632.21 : 632.451 : 633.15

Э. И. Слепян

РАЗВИТИЕ ГАЛЛОВ ОДИНОЧНОБУГРИСТОЙ ФОРМЫ ПУЗЫРЧАТОЙ ГОЛОВНИ, ВЫЗЫВАЕМЫХ *USTILAGO MAYDIS* (DC.) CDA. НА ЛИСТЬЯХ КУКУРУЗЫ, И ЛОКАЛИЗАЦИЯ ОТЛОЖЕНИЯ КРАХМАЛА В ГАЛЛАХ

С 2 рисунками

E. I. SLEPYAN. THE DEVELOPMENT OF SOLITARY TUBERCULATE GALLS ON LEAVES OF MAIZE CAUSED BY *USTILAGO MAYDIS* (DC.) CDA. AND THE LOCATION OF STARCH IN THE GALLS

Одиночнобугристая форма пузырчатой головни представляет собою галлы, двусторонне возникающие преимущественно на нижней трети листовой пластинки, на влагалище, а также на ушках листа между сближенными выступающими проводящими пучками. На верхней стороне листа отдельные галлы конусовидны или же овально приплюснуты, достигают 2 см высоты, 1.5 см ширины и имеют одну, две или три вершины высотой 0.3—0.5 см. Галлы, расположенные на нижней стороне листа, обычно овальны, одно- или реже двувершинны и не превышают 0.5 см в диаметре (рис. 1, *а*—*б*). К началу галлогенеза в пораженных участках листьев насчитывается до 8—10 и более слоев хлоренхимы, вокруг выступающих проводящих пучков дифференцируются склеренхимная обкладка, во-

круг погруженных пучков — склеренхимная обложка, а в самих пучках — метаксилема и метафлоэма.[1]

Бластемоморфный этап галлогенеза характеризуется возникновением с верхней стороны листьев хорошо обособленных паренхимных разрастаний (бластем) диаметром до 0.2—0.3 см, формирующихся в основном за счет периклинальных делений в субэпидермальной паренхиме мезофилла (рис. 1, *в—г*). Клетки этих разрастаний также делятся периклинально (антиклинальные их деления редки) и отличаются от неповрежденных клеток хлоренхимы не только уменьшенными размерами, компактным соединением друг с другом без образования крупных межклетников, дегенераций хлоропластов, но и более значительным накоплением крахмала. По мере роста объем бластем увеличивается. К тому времени, когда они достигают диаметра 0.3 см или несколько более, в их паренхиме в результате многократных периклинальных и частично антиклинальных и косых делений размеры клеток в отдельных тяжах резко уменьшаются. В результате этого между вертикальными рядами пролиферирующих клеток обособляется меристематизированная ткань, имеющая вид тяжей, ориентированных в направлении роста галлов (рис. 1, *д*). Подобные тяжи придают паренхимным разрастаниям характер каллюсов, в связи с чем срок их возникновения и обособления можно рассматривать в качестве каллюсоморфного этапа галлогенеза.

Крахмал в клетках меристематизированных тяжей не откладывается, но накапливается по их границе, уменьшаясь в количестве к периферии галлов. Отсутствует крахмал также и в начинающих разрушаться на коллюсоморфном этапе галлогенеза выступающих и погруженных проводящих пучках. Процесс разрушения пучков начинается с раздревеснения клеток эндодермальной обкладки и с обогащения цитоплазмой и вакуолизации клеток-спутниц флоэмы. Разрушение обкладки вначале происходит с той стороны пучков, которая ориентирована к центру галлов (рис. 1, *е—ж*). Почти одновременно происходит и обогащение цитоплазмой, а вслед за ним и переход к делению паренхимных межсосудистых клеток пучков, наиболее интенсивный после окончательного раздревеснения оболочек всех клеток обкладки. Направление деления этих клеток неориентировано, и в результате его ксилемный и флоэмный отделы пучков фрагментируются, причем сосуды метаксилемы раздвигаются друг от друга и расчленяются, сосуды протоксилемы сдавливаются, а ситовидные трубки подвергаются облитерации (рис. 1, *з—к*). Клетки эндодермальной обкладки после раздревеснения также делятся, но их производные через одно, два или три деления теряют морфологическую обособленность. В противоположность клеткам обкладки непораженных проводящих пучков в клетках обкладки деформированных пучков крахмал содержится в сравнительно небольших количествах и откладывается главным образом непосредственно вокруг них.

На каллюсоморфном этапе галлогенеза происходит также и раздревеснение склеренхимных волокон в обкладках и обложках соответственно выступающих и погруженных проводящих пучков. Это раздревеснение осуществляется как равномерно по диаметру стенок отдельных волокон, так и путем своеобразного их расслоения (рис. 2, *д—е*). Вследствие подобной дедифференцировки стенки волокон утончаются, становятся многоугольными и в них во многих случаях выявляется протопласт. Крахмал в патологически преобразованных волокнах, как и в неповрежденных волокнах, не откладывается.

Одновременно с продолжением роста галлов на верхней стороне пораженных листьев на их нижней стороне в процессе каллюсоморфного этапа

---

[1] Наблюдения над одиночнобугристой формой производились с 1965 по 1967 г. в Ленинградской, Днепропетровской и Херсонской областях. Проявление ее обнаружено на всех обследованных сортах, линиях и гибридах кукурузы (на Воронежской 76, Воронежской 80, Одесской 10, ВИР 42, Стерлинг и пр.). Постоянные препараты серийных срезов толщиной 20—30 μ были изготовлены по обычной методике. Объект исследования — гибрид кукурузы Новинка-437.

галлогенеза также начинается патологический рост и образуются разрастания, являющиеся продолжением верхнесторонних (рис. 2, *з*). Тканевая дифференцировка в нижнесторонних разрастаниях аналогична дифференцировке в верхнесторонних, но происходит она интенсивнее. В связи с этим окончательное строение достигается в нижнесторонних разрастаниях при меньших объемах тканей. Локализация отложения крахмала в нижнесторонних разрастаниях такая же, как и в верхнесторонних, но его количество в их клетках несколько меньшее (рис. 2, *ж*).

В ходе роста объем галлов с каллюсовидным строением постепенно увеличивается в 1.5—2 раза и в результате более интенсивной пролиферации в отдельных участках галлов у некоторых из них образуются две или три вершины. В меристематизированных тяжах растущих галлов происходит дифференцировка элементов преимущественно флоэмного характера и, реже, возникновение трахеид. В этот срок развития галлы приобретают наиболее характерное для них окончательное строение, в связи с чем его можно рассматривать как собственно галломорфный этап галлогенеза (рис. 2, *з*). Во флоэмных клетках и в трахеидах сформированных галлов крахмал не обнаруживается, но в самих меристематизированных тяжах он выявляется, хотя и в незначительном количестве. Наиболее обилен крахмал в середине и вершинах полностью сформированных галлов и в пораженном мезофилле под галлами (рис. 2, *а*—*г*; 2, *и*—*м*).

Крахмал, откладывающийся в клетках, обычно распределяется в них концентрически вокруг ядер. Однако нередко он скапливается с одной из сторон клетки, а также над ядром (рис. 1, *л*; рис. 2, *н*—*о*). Число ядер в клетках не оказывает влияния на размещение крахмала, хотя в двуядерных клетках крахмала несколько меньше. В межклетниках крахмал не обнаруживается.

На каллюсоморфном этапе в галлах образуются сорусы, а в начале галломорфного этапа в них начинается формирование спор. Этот процесс обычно бывает более интенсивен в периферических сорусах и менее интенсивен в сорусах, образовавшихся в центре галлов. Однако в начале развитие спор, очевидно, не оказывает влияния на отложение крахмала, так как он откладывается в клетках, непосредственно прилегающих к сорусам и к спорам, хотя и в меньшем количестве. Ко времени окончания дифференцировки спор и их высвобождения из разрушающихся галлов, т. е. к началу гипобиотического или некробиотического этапа галлогенеза, крахмал в клетках исчезает. Полного объема тканей в галлах одиночнобугристой формы пузырчатой головни сорусы все же, очевидно, не заполняют.

Изменения во внутритканевом и внутриклеточном отложении и в количественном накоплении крахмала в галлах одиночнобугристой формы при их различной локализации на листьях не наблюдаются. В галловых тканях зерна крахмала также крупнее зерен крахмала, откладывающегося на границе галла и в неповрежденном мезофилле. К периферии от галлов во время их развития в хлоренхиме также происходит накопление крахмала. Это явление, вероятно, характерно для процесса образования любых галлов при пузырчатой головне кукурузы, как, впрочем, и для любых иных случаев галлогенеза и прочих повреждений, при которых происходит местная гипераусиния, влекущая за собой большее накопление крахмала, нежели его использование (Арциховская и Михалевская, 1967).

ЛИТЕРАТУРА

Арциховская Е. В. и О. Б. Михалевская. (1967). Сравнительное гистохимическое изучение тканей кукурузы, пораженной пузырчатой головней. Докл. ВАСХНИЛ, 5 : 17—19.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 V 1969).

УДК 561.26 (265.4)

В. А. Николаев

СООБЩЕСТВА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ БЕНТОСА БУХТЫ ТРОИЦЫ ЯПОНСКОГО МОРЯ

V. A. NICOLAYEV. THE DIATOM COMMUNITIES IN THE BENTHOS OF THE TRINITY BAY (SEA OF JAPAN)

Интенсивные гидробиологические исследования литоральной и сублиторальной зон залива Посьет Японского моря, выполненные Зоологическим институтом АН СССР в 1962—1965 гг. (Скарлато и др., 1967), позволили выяснить систематический состав, распределение и взаимоотношения растений и животных в биоценозах различных фаций этого района Японского моря. К сожалению, бентосные диатомовые водоросли, входящие в состав разнообразных биоценозов литоральной и сублиторальной зон, в этих исследованиях не изучались.

В настоящее время мы располагаем довольно обширной информацией о сообществах диатомовых водорослей прибрежной полосы морей: для Черного моря (Прошкина-Лавренко, 1963), для Каспийского моря (Караева, 1961), Баренцева моря (Короткевич, 1960), Белого моря (Петров, 1967), Балтийского моря (Brokmann, 1950), Северного моря (Allem, 1950) и морей, омывающих берега Англии (Hendey, 1964). Для наших дальневосточных морей мы имеем только отрывочные сведения, касающиеся систематического состава бентосных диатомовых водорослей залива Петра Великого (Skvortzow, 1929, 1932). Несколько лучше изучены диатомовые водоросли у берегов Японии (Takano, 1961, 1962, 1963, 1964, 1967).

Анализ обнаруженных Б. В. Скворцовым (Skvortzow, 1929, 1932) бентосных диатомовых водорослей залива Петра Великого не дает четкой картины характера сообществ в каждом отдельном случае ввиду того, что не приводятся относительные количественные характеристики видов в сообществах, а также совершенно отсутствуют описания сообществ на исследованных субстратах и часто приводятся совместно виды, доминирующие в сообществах, и случайные, не характерные для них.

В задачу начатого нами в 1965 г. изучения бентосных диатомовых водорослей залива Посьет входило выяснение систематического состава и установление наиболее типичных сообществ диатомовых водорослей на различных субстратах в условиях различных фаций. Настоящая статья посвящена сообществам диатомей восточного берега бухты Троицы.

Бухта Троицы вдается в северный берег залива Китовый, являющегося частью залива Посьет. Она ограничена с востока мысом Стенина, а с запада мысом Слычкова. Западные и восточные берега бухты изрезаны многочисленными небольшими бухточками. Выступающие от этих берегов мысы часто окаймлены рифами. Северный берег бухты низменный, с песчаными пляжами. В бухту впадают многочисленные речки и ручьи. Глубины у входа в бухту около 30 м. По направлению к северу они постепенно уменьшаются. Берега бухты у входных мысов сложены тектоническими и осадочными породами, простирающимися в виде каменистых фаций до глубин 3—8 м. На глубинах более 3—8 м грунт, как правило, рыхлый, образованный песчаными или илисто-песчаными фациями с отдельными камнями.

Температура воды в сублиторальной зоне до глубины 10 м в летнее время (июль—август) колеблется от 20 до 24°, а в полузакрытых и закрытых мелководных участках — до 26°. Соленость колеблется в это же время от 26 до 32‰ у открытых берегов и в полузакрытых участках бухты вдали от устьев речек и ручьев. В период интенсивных ливневых дождей соленость в поверхностном слое воды до глубины 1.5 м понижается до 10—12‰. Прозрачность воды в летнее время обычно не превышает 9—12 м.

Материалом для настоящей работы послужили сборы автора в июле — августе 1966—1968 гг. на южном берегу мыса Стенина и вдоль восточного берега бухты Троицы до мыса Андреева. Непосредственный сбор образцов выполнялся с помощью легководолазного снаряжения. Как правило, отбирались для исследования субстраты, на которых присутствие эпифитных диатомовых водорослей обнаруживалось в виде макроскопических слизистых образований коричневого или серо-зеленого цвета. Попутно собирались образцы всех присутствующих в данном месте субстратов, на которых эпифитные диатомеи не образовывали больших скоплений. Предварительный просмотр образцов производился сразу же после сбора в лаборатории Морской экспериментальной станции Института биологически активных веществ ДВ филиала СО АН СССР. При предварительном просмотре образцов отмечались доминирующие виды, характер их колоний, микроярусность в расположении эпифитов и количество пустых панцирей. Систематический состав диатомовых водорослей в сообществах определялся после очистки панцирей горячим кислотным способом параллельно с обработкой H_2O_2 с целью сохранения видов с тонким, слабо окремнелым панцирем.

Диатомовые водоросли бентоса характеризуются связью их с субстратом, к которому они прикрепляются, или движутся по его поверхности, образуя разнообразные сообщества, подразделяющиеся на эпилитические, развивающиеся на поверхности камней, и эпифитные, покрывающие талломы макрофитов и высших водных растений.

Основные гидрологические факторы, определяющие развитие бентосных диатомовых водорослей литорали и сублиторали, — температура, соленость, количество солнечной радиации — не изменяются существенно на исследуемом участке бухты Троицы; на развитие того или иного сообщества диатомей здесь существенно влияют характер субстрата и степень прибойности.

На каменистых фациях открытого, сильно прибойного западного берега мыса Стенина в литорали и сублиторали до глубины 3—5 м эпилитические сообщества диатомовых водорослей почти полностью отсутствуют. По мере уменьшения прибойности интенсивное обрастание камней наблюдается в начале в сублиторали, на глубинах 1—3 м, а в полузакрытых и закрытых участках и в нижней литорали, где достигает наибольшего развития. У западного берега мыса Стенина, защищенного небольшим островком, в эпилитическом сообществе верхнего этажа сублиторали на глубине 1—1.5 м доминирует *Licmophora flabellata* Ag. при субдоминантах *Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag. и *Cocconeis pellicuda* Grun. и единично встречающихся клетках других видов. *Licmophora flabellata*, образующая веерообразные колонии на длинных ветвистых слизистых ножках, совместно с зигзагообразными колониями *Striatella unipunctata*, слагают верхний микроярус сообщества, под пологом которого вегетируют одиночные клетки *Cocconeis pellicuda*.

Сообщества эпилитических диатомей нижней литорали интенсивно развиваются у приглубинных берегов полузакрытых мест бухты с умеренной и слабой прибойностью, они значительно богаче по видовому составу и более развиты. На южном берегу мыса Андреева нижняя литораль, представленная галечным пляжем, покрыта макроскопическими колониями желто-зеленого цвета. Доминируют здесь *Fragilaria delicatissima* Pr.-Lavr., *Licmophora paradoxa* (Lyngb.) Ag., *L. ehrenbergii* (Kütz.) Grun., образующие верхний микроярус, под пологом которого вегетируют субдоминанты *Fragilaria hyalina* (Kütz.) Grun. и *Licmophora communis* (Heib.) Grun. По нашим наблюдениям, эти виды предпочитают развиваться в условиях интенсивной освещенности в хорошо аэрируемых водах, не вынося загрязнения воды органическими веществами.

На галечном пляже небольшой полузакрытой бухточки северного берега мыса Стенина в условиях слабой прибойности нами встречено сообщество эпилитических диатомовых водорослей, занимающее площадь около 300 м². Колонии диатомей образуют здесь плотную слизистую массу

коричневого цвета, покрывающую поверхность камней. Сообщество, располагаясь в нижней литорали и частично в сублиторали в виде широкой полосы, простирается вдоль всего южного берега бухточки. В период отлива верхняя часть оброста обнажается и через некоторое время под действием солнечных лучей изменяет цвет на молочно-белый; с наступлением прилива коричневая окраска колоний восстанавливается. Наибольшая плотность обрастания наблюдается в нижней литорали, однако с глубиной высота оброста уменьшается и он постепенно принимает вид серо-зеленого налета.

Систематический состав диатомовых водорослей в сообществе однороден в горизонтальном направлении, но в зависимости от глубины состав доминирующих видов меняется. В верхней части, в зоне периодического затопления, в составе сообщества доминируют ветвистые трубчатые слизистые колонии *Navicula johanrossii* Giffen, образуя здесь основную массу оброста и слагающие верхний микроярус. Под его пологом, но в меньшем количестве вегетируют субдоминанты *Navicula stompsii* Chol., *N. ammophila* Grun., *Nitzschia liebetruthii* Grun. et Rabh. В нижней части литорали плотность колоний *Navicula johanrossii* возрастает, достигая здесь максимальной. Однако виды *Navicula stompsii*, *N. ammophila* и *Licmophora dalmatica* (Kütz.) Grun. количественно также существенно увеличиваются и постепенно входят в доминирующий комплекс, а подчиненное им положение занимает *Pleurosigma nubecula* W. Sm. Одиночные, обладающие большой скоростью движения клетки этого вида наблюдались нами и в верхней части оброста, но только в период прилива и в незначительном количестве; по-видимому, этот подвижный компонент сообщества совершает миграцию в зависимости от ритма прилива. На границе литоральной и сублиторальной зон относительное количество клеток *Navicula johanrossii* уменьшается, и этот вид занимает здесь подчиненное положение, а доминантами являются *Pleurosigma nubecula* и *Navicula directa* (W. Sm.) Ralfs.

На глубинах ниже 1 м галечная фация сменяется песчано-илистой и в составе диатомей также происходит резкая смена. Здесь на отдельных заиленных камнях в составе сообщества чаще других встречается *Achnanthes hauckiana* Grun. и *Diatomella salina* var. *septata* (Nik.) Makar. наряду с большим количеством отмерших панцирей различных бентосных видов.

Виды, слагающие эпифитные сообщества и поселяющиеся на талломах макрофитов, получают целый ряд преимуществ по сравнению с эпилитическими видами в борьбе за существование и в первую очередь — лучшую защиту от неблагоприятного влияния сильной прибойности. Исследование эпифитных сообществ, выполненное нами параллельно с изучением эпилитических группировок в тех же самых местах сбора бухты Троицы, свидетельствует о различиях в систематическом составе слагающих их диатомей, причем степень различия находится в прямой зависимости от величины прибойности.

На каменистой плите нижней литорали открытого берега мыса Стенина в условиях сильной прибойности на талломах *Laurencia okamurae* Jamado сообщество эпифитных диатомовых водорослей состоит из *Anaulus vallus* Nik., *Fragilaria hyalina*, *Cocconeis scutellum* var. *parva* Grun., которые выступают в роли доминантов, а подчиненное им положение занимает *Licmophora communis*. Эти виды не покрывают сплошным слоем поверхность макрофитов, а приурочены к пазухам между ветвями таллома *Laurencia okamurae*.

В верхней сублиторали полузащищенной части западного берега мыса Стенина в ассоциации макрофитов преобладают *Rhodomella larix* (Turn.) Ag. и *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour. На жестких кустиковидных талломах *Rhodomella larix* (Turn.) Ag., постоянно находящихся в движении под действием прибойной волны, развивается сообщество с преобладанием мелких одиночных или образующих короткие колонии клеток *Anaulus vallus*, а подчиненное положение занимают лентовидные колонии *Fragilaria hyalina* и трубчатые слизистые колонии *Navicula ammophila*.

На мягких пластинчатых талломах *Dictyota dichotoma*, находящихся в одинаковых с *Rhodomella larix* условиях, видовое разнообразие сообщества сведено до одного вида — *Fragilaria hyalina*, образующего сплошное покрывало.

На южном берегу мыса Андреева, где хорошо выражено эпилитическое сообщество нижней литорали, сублиторальная ассоциация макрофитов развита очень слабо. Чаще других встречается *Undaria* sp., на талломах которой совершенно отсутствуют эпифитные диатомовые водоросли, а в составе сообщества на *Dictyota dichotoma* преобладают *Cocconeis speciosa* Greg. и *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz.

Так же бедна макрофитами литораль и сублитораль северного берега мыса Стенина. Здесь, в среднем горизонте литорали, в поясе *Gloiopeltis capillaris* Suring. развивается эпифитное сообщество с преобладанием *Achnanthes longipes* Ag. и *Cocconeis californica* Grun. В нижней литорали, среди сплошного оброста камней диатомовыми водорослями, редко встречаются одиночные кустики *Polysiphonia* sp. Эпифитное сообщество на них существенно отличается от окружающего их эпилитического сообщества и состоит из вееровидных колоний *Synedra formosa* Hant., выступающих в роли доминанта, а подчиненное положение занимают *Fragilaria delicatissima* и *Achnanthes septata* Cl. Эпифитное сообщество образовано здесь, с одной стороны, *Synedra formosa* — видом, обильно развивающимся на старых разлагающихся талломах макрофитов, а с другой стороны — *Fragilaria delicatissima* и *Achnanthes septata* — светолюбивыми видами, для которых условия нижележащего эпилитического сообщества с преобладанием *Navicula johanrossii* являются, по-видимому, неблагоприятными.

По мере удаления от входных мысов прибойность уменьшается. Здесь отчетливо выступает тенденция сближения в систематических составах диатомовых водорослей в эпифитных и эпилитических сообществах, но их полного сходства не наблюдается. В среднем горизонте литорали, где отчетливо выражен пояс *Gloiopeltis capillaris*, на талломах этого вида, помимо специфического эпифита *Achnanthes longipes*, в составе доминирующего комплекса существенного развития достигают *Cocconeis scutellum* var. *parva*, *Amphora hyalina* и *Nitzschia liebetruthii* var. *minuscula* Grun.

В нижней литорали качественный состав диатомовых водорослей значительно богаче, доминируют *Fragilaria delicatissima*, *Cocconeis scutellum* var. *parva*, *Licmophora communis*, *L. ehrenbergii* и *L. paradoxa*, а субдоминанты — *Navicula ammophila* и *Synedra formosa*, наряду с большим количеством донных видов, приуроченных преимущественно к углублениям между камней. В условиях нижней литорали различия между эпифитными и эпилитическими сообществами количественные; на талломах макрофитов несколько интенсивнее развиваются виды рода *Licmophora*, в то время как на камнях чаще встречаются колонии *Navicula ammophila* и *N. stompsii*. Такое количественное различие обусловливается, по-видимому, неблагоприятным влиянием заиленности каменистого субстрата.

В верхней сублиторали эпифитные и эпилитические сообщества представлены другими видами, доминируют *Rhopalodia giberula* (Ehr.) O. Müll., *Licmophora flabellata*, *Cocconeis pellicuda*, *C. speciosa*, *Grammatophora marina*, *Synedra laevigata*, *Amphora arcus* var. *arcus* Greg. и *A. arcus* var. *sulcata* A. S. Различия между эпифитными и эпилитическими сообществами по доминирующим видам почти отсутствуют, за исключением колоний *Grammatophora marina*, которые чаще встречаются на талломах макрофитов.

Сообщества, интересные с точки зрения систематического состава диатомовых водорослей, развиваются на чистых не заиленных песках среди крупных камней нижнего горизонта литорали в условиях очень слабой прибойности. Здесь нами наблюдалось явление «покраснения» песка. Микроскопическое исследование коричнево-красной пленки, покрывающей песок, показало, что в данном случае имеет место интенсивное развитие двух не смешивающихся друг с другом диатомовых сообществ, состоящих из различных видов.

Сообщество, занимающее участок перед крупными камнями, обращенный в сторону моря, имеет горизонтальное протяжение вдоль склонов микродюн песка, образованных слабым прибойным волнением, и состоит почти исключительно из одного вида *Donkinia carinata* (Donk.) Ralfs. Крупные одиночные клетки этой водоросли с хорошо развитым двигательным аппаратом способны плавать с большой скоростью, что способствует, по-видимому, лучшей сохранности их в период северных ветров, хотя и редких летом, но вызывающих заметное волнение в этом месте бухты. В это неблагоприятное время клетки *Donkinia carinata* наблюдались нами чаще под сантиметровым слоем песка, чем на его поверхности. На способность клеток видов рода *Donkinia* и рода *Pleurosigma* зарываться в песок под влиянием неблагоприятных условий указывает и А. Алим (Allem, 1950) для литорали Англии.

Второе сообщество занимает более затененное, округлое по очертаниям место, отгороженное со стороны моря крупными камнями и отделенное от первого полосой голого песка. Доминирующее положение в нем занимают *Tropidoneis maxima* var. *dubia* Cl. et Grun. и *Amphora beaufortiana* Hust. На мелких растительных остатках, постоянно присутствующих здесь, доминирует *Cocconeis scutellum* var. *parva*.

На развитие и распространение этих двух сообществ, по-видимому, влияют микрогидрологические условия и степень загрязнения поверхности песка разлагающимися остатками макрофитов и высших растений.

Описанные выше эпифитные и эпилитические сообщества диатомовых водорослей распределяются на различных субстратах неравномерно. С одной стороны, наблюдается полное отсутствие диатомей на талломах *Undaria* sp., а с другой стороны — их массовое развитие на различных субстратах в нижней литорали и сублиторали с образованием макроскопического оброста, доминирующего над другими растительными сообществами этого участка бухты. Между этими крайними явлениями наблюдается различная степень обрастания диатомовыми водорослями того или иного субстрата, и естественно, что для выявления взаимосвязей между животными и растениями в биоценозах необходимо детальное изучение этих сообществ.

Распределение бентосных видов диатомовых водорослей, их систематический состав и степень обилия являются результатом приспособления, выработанного в процессе эволюции, и зависит от целого комплекса причин: субстрата, температуры, солености, света, прибойности, глубины и т. д.

В условиях исследованного участка бухты Троицы заметной разницы в температурном и солевом режимах не наблюдается. Здесь, по нашему мнению, основными причинами, стимулирующими или ингибирующими развитие тех или иных видов диатомовых водорослей в сообществах, являются особенности субстрата и сила волнового прибоя. Значительное влияние оказывает также и степень заиленности субстрата, вызывающая, как правило, уменьшение развития колониальных видов при относительном увеличении одиночных подвижных видов.

Характер субстрата, степень его мобильности и способность противостоять воздействию прибойной волны обусловливают развитие сообществ диатомовых водорослей определенного систематического состава с определенным количественным развитием каждого вида. В нижней литорали на прибойных местах сильно рассеченные талломы *Laurencia okamurae* являются, по-видимому, наиболее благоприятными для поселяющихся на них диатомей. Существенного развития достигают здесь мелкие клетки *Anaulus vallus*, *Fragilaria hyalina* и *Cocconeis scutellum* var. *parva*. Местообитание этих видов приурочено к многочисленным пазухам талломов *Laurencia okamurae*. В сублиторали, где прибойность несколько слабее, перечисленные выше виды встречаются уже на менее рассеченных талломах *Dictyota dichotoma* и *Rhodomella larix*. Эпилитические сообщества представлены здесь другими видами, совершенно отсутствующими в нижней литорали.

В умеренно прибойных местах эпифитные сообщества также отличаются от эпилитических и, кроме того, отличаются и от сообществ сильно прибойных мест как по систематическому составу, так и по степени развития отдельных видов.

По мере уменьшения прибойности в составе эпифитных и эпилитических сообществ увеличивается количество общих видов, но полного сходства видового состава не наблюдается. Что же касается подвижных песчаных фаций, то на них развиваются сообщества, качественно отличные от эпилитических и эпифитных сообществ, развивающихся в этих слабо прибойных местах.

Наши исследования носят предварительный характер и имеют целью накопление фактического материала для выявления закономерностей в структуре и взаимоотношениях компонентов в сообществах эпифитных и эпилитических диатомовых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И. (1961). Диатомовые водоросли обрастаний у западного берега Каспийского моря. Тр. Инст. океанолог., 49. — Короткевич О. С. (1960). Диатомовая флора литорали Баренцева моря. Тр. Мурм. морск. биолог. инст., 5, 1. — Петров Ю. Е. (1967). Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море). Новости сист. низш. раст. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963). Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — Скарлато О. А., А. Н. Голиков, С. В. Василенко, Н. Л. Цветкова, С. Н. Грузов, К. Н. Несис. (1967). Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных видах залива Посьет (Японское море). Исслед. фауны морей, 5. — Allem A. A. (1950). Distribution and ecology of British marine Littoral Diatoms. Journ. Ecology, 38, 1. — Brokmann C. (1950). Die Watt-Diatomeen der Schleswig-Golsteinischen Westküste. Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges., 478. — Hendey I. (1964). An introductory account of smaller *Algae* of British coastal waters. Fishery Investig., 4, 5. — Skvortzow B. W. (1929). On some marine Diatoms from Siberian shore of Japanese sea. Bot. Magaz. Tokyo, 43, 506. — Skvortzow B. W. (1932). Marine littoral Diatoms from envirous of Vladivostok. Philipp. Journ. Sci., 47, 1. — Takano H. (1961). Epiphitic Diatoms upon Japanese agar sea-weeds. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 31. — Takano H. (1962). Notes on epiphitic Diatoms upon sea-weeds from Japan. Journ. Oceanogr. Soc. Japan, 18, 1. — Takano H. (1963). Notes on marine littoral Diatoms from Japan, I. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 36. — Takano H. (1964). Notes on marine littoral Diatoms from Japan, II. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 39. — Takano H. (1967). Notes on marine littoral Diatoms from Japan, III. — Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 49.

Институт биологически активных веществ
ДВ филиала АН СССР.

(Получено 1 IX 1969).

УДК 581.331.2 (119) (234.852)+(234.853)

Г. С. Ананьев и И. А. Каревская

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ И СПОР В СОВРЕМЕННЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА ЮЖНОГО И СРЕДНЕГО УРАЛА

С 4 рисунками

G. S. ANANIYEV AND I. A. KAREVSKAJA. DISTRIBUTION OF POLLEN AND SPORES IN THE RECENT CONTINENTAL DEPOSITS OF THE EASTERN SLOPE OF THE SOUTH AND MIDDLE URALS

Восстановление ландшафтов прошлого палинологи ведут, опираясь главным образом на принцип актуализма. В этой связи интересно рассмотреть особенности распределения пыльцы и спор в различных фациях (аллювиальных, склоновых и элювиальных) современных отложений.

В настоящей статье использованы материалы экспедиции географического факультета Московского университета (1961—1964 гг.), в работах которой авторы принимали участие.

Исследования проводились в равнинной части восточного склона Урала в зоне лесостепи, захватывая южную часть лесной и северную часть степной зоны (рис. 1).

Из разных фаций современных отложений отбирались поверхностные пробы (глубина отбора 0—3 см). При этом на залесенных участках пробы брались непосредственно из-под лиственного или хвойного опада. Русловые пробы отбирались из-под воды.[1]

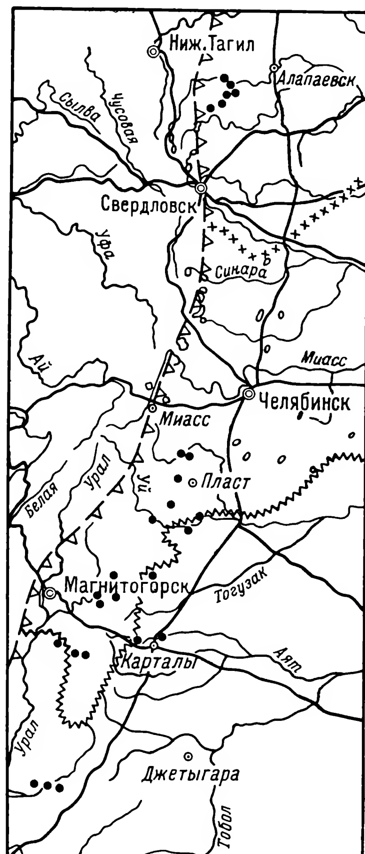


Рис. 1. Ботаникогеографические границы в районе исследования.

1 — точки отбора проб; *2* — восточная граница горных лесов и лесостепей; *3* — южная граница лесной зоны; *4* — южная граница лесостепи.

Южный Урал

Малая водность рек и их частое пересыхание летом и зимой существенно снижают перенос пыльцы и спор водным путем. В руслах рек при этом не происходит достаточного осреднения их. Поэтому при одной и той же величине рек и одинаковой залесенности площади их бассейна можно наблюдать различное содержание пыльцы и спор в литологически сходном аллювии. Разница составляет иногда 20—30%.

Наличие в бассейне реки лесных массивов весьма слабо отражается в спорово-пыльцевом спектре, если только леса не располагаются западнее точки взятия пробы. График связи между коэффициентом залесенности бассейна реки и содержанием пыльцы древесных пород в аллювии рек не дал какой-либо определенной зависимости (рис. 2). Гораздо большее значение имеет для лесостепной и степной зон ветровой перенос пыльцы. Выявлению этой зависимости помогает однообразие спектров пыльцы древесных пород, в которых суммарное содержание пыльцы сосны и березы составляет 95—98%.

Русловые пробы илистых песков, точки взятия которых располагались на одной широте по обеим сторонам Урало-Тобольского водораздела, показали различное в зависимости от ориентировки и близости лесных массивов содержание пыльцы и спор. Так, содержание пыльцы древесных пород в русловой пробе р. Гумбейки (точка взятия пробы расположена в 8—9 км западнее и в 80—100 км восточнее ближайшего лесного массива) составило около 28%, тогда как в русловой пробе р. В. Тогузака (в 16—18 км восточнее ближайшего лесного массива) — 57—61%, т. е. вдвое больше. Связь между удаленностью точек отбора проб от ближайшего с запада лесного массива и содержанием пыльцы древесных пород более определенная (рис. 3).

Роль ветрового переноса, как фактора осреднения состава спорово-пыльцевых спектров (Федорова, 1952), очевидно, недостаточна, так как решающее значение при этом имеет направление ветра и расположение облесенных участков.[2] Кроме того, как известно, пыльца трав и споры не

---

[1] Определения пыльцы и спор в пробах с Южного Урала выполнены Е. Н. Стефанович и Т. Д. Боярской, в пробах Среднего Урала — И. А. Каревской.

[2] Господствующее направление ветров в период вегетации восточное.

ТАБЛИЦА 1

Содержание пыльцы и спор в современных аллювиальных осадках разных растительных зон (в %)

Пыльцевые зерна и споры	Спектры лесной зоны				Спектры лесостепной зоны				Спектры степной зоны			
	количество проб	максимальное	минимальное	среднее	количество проб	максимальное	минимальное	среднее	количество проб	максимальное	минимальное	среднее
Пыльцевые зерна:												
древесных пород	16	95.2	58.4	80.4	9	75.0	54.0	59.6	7	40.0	24.0	32.6
травянистых растений	16	23.3	1.4	11.0	9	45.0	19.0	37.4	7	73.2	59.0	62.6
Споры	16	34.6	1.1	9.1	9	6.0	1.1	3.0	7	4.1	1	2.6

обладают хорошей летучестью. Это подтверждается большими амплитудами экстремальных значений (21—26%) общего состава спорово-пыльцевых

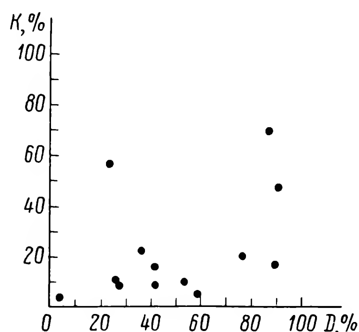


Рис. 2. Залесенность территории и содержание пыльцы древесных пород в спектре.

На оси абсцисс — содержание пыльцы древесных пород в спектре; *на оси ординат* — коэффициент залесенности территории.

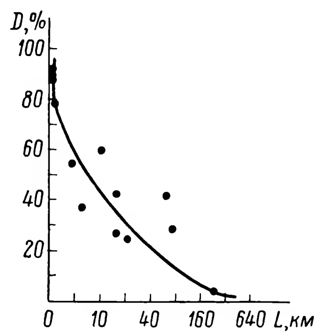


Рис. 3. Связь между удаленностью точек отбора проб от ближайшего с запада лесного массива и содержанием пыльцы древесных пород в спектре.

На оси абсцисс — удаленность точки взятия пробы от ближайшего (с запада) лесного массива; *на оси ординат* — содержание пыльцы древесных пород в русловых отложениях.

спектров лесостепной и степной зон (табл. 1).

Для выяснения степени осреднения содержания пыльцы и спор в аллювии одной реки из русловой косы были взяты три пробы галечника с заполнителем из разнозернистого песка р. Увельки. Анализ этих проб пока-

ТАБЛИЦА 2

Анализ проб с русловых кос на реках Увелька и Зингейка (Южный Урал)

Пыльца и споры	р. Увелька		р. Зингейка	
	илистый песок	гравийный песок	илистый песок	гравийный песок
Пыльцевые зерна:				
древесных пород	38%	72%	42%	18%
травянистых растений	59	25	54	76
Споры	3	3	4	6

зал, что содержание пыльцы древесных пород колеблется от 49 до 60%, а травянистых — от 39 до 47%. В долинах рек Увельки и Зингейки из одних и тех же точек русловых кос были взяты пробы илистого тонкого песка и гравийного разнозернистого песка. Содержание пыльцы древесных пород и травянистых растений оказалось следующим (табл. 2).

Наибольшие колебания (40—50%) содержания пыльцы в аллювии двух рек характерны для грубозернистых отложений, а наименьшие (3—5%) — для илистых и суглинистых пород. Кроме того, в разных фациях аллювия одной и той же реки содержание пыльцы и древесных и травянистых пород колеблется с большой амплитудой (22—34%).

Средний Урал

Пробы на Среднем Урале были отобраны из русловых, склоновых и элювиальных отложений. Спорово-пыльцевые спектры проб рек Ямбарки и Нейвы довольно хорошо отражают характер растительности. В отличие от Южного Урала в спектре древесных растений, кроме пыльцы березы и сосны, присутствуют пыльцевые зерна пихты, ели, ольхи и липы. Все эти породы широко распространены на данной территории (Ильин, 1936). Однако и здесь основной фон древесной растительности спектров составляет пыльца березы и сосны.

Содержание пыльцы древесных растений в аллювиальных суглинках (по данным 8 проб) колеблется в небольших пределах, от 81 до 91%. Пыльца травянистых растений содержится в количестве от 7 до 13%, споры — от 2 до 10%. Вместе с тем характерно, что в пробе галечника с заполнителем из разнозернистого песка (р. Ямбарка) содержание пыльцы древесных пород уменьшается до 58% за счет резкого возрастания количества спор (18%) и пыльцы травянистых растений (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Анализ проб с галечника р. Ямбарки (Средний Урал)

Пыльца и споры	Современные аллювиальные отложения			
	количество проб	тонкозернистый песок: максимальный процент	тонкозернистый песок: минимальный процент	галечник (в %)
Пыльцевые зерна:				
древесных пород	8	90.9	81.1	58.4
травянистых растений	8	13.4	7.4	23.3
Споры	8	9.9	1.7	18.1

Пробы, взятые из склоновых отложений, фиксирующих разрез надпойменных террас, содержат несколько меньше пыльцы древесных растений (65—79%) и значительно больше спор (15—35%), чем пробы аллювиальных осадков. В пробах же, отобранных на вершинных поверхностях междуречий, содержание пыльцы древесных растений, наоборот, выше, чем в аллювиальных и склоновых отложениях — 74—95% (табл. 4).

Содержание пыльцевых зерен древесных растений и спор в поверхностных пробах из элювиальных и склоновых отложений междуречий колеблется, таким образом, в значительных пределах (±30%) в отличие от аллювиальных осадков. Кроме того, в группе древесных растений изменяется и состав пород: отсутствует пыльца ольхи, возрастает количество пыльцы пихты и уменьшается содержание сосны. В группе спор резко возрастает содержание плаунов.

Таким образом, помимо различий в содержании пыльцы, объясняемых литологическими особенностями осадков, в лесной зоне Среднего Урала, так же как и на Южном Урале, приходится учитывать генетиче-

ТАБЛИЦА 4

Содержание пыльцы и спор в разных типах отложений лесной зоны Среднего Урала (в %)

Пыльца и споры	Аллювиальные отложения				Склоновые отложения				Элювиальные отложения			
	количество проб	максимальное	минимальное	среднее	количество проб	максимальное	минимальное	среднее	количество проб	максимальное	минимальное	среднее
Пыльцевые зерна:												
древесных пород	10	90.9	58.4	81.6	3	78.6	64.6	70.6	3	95.2	73.7	86.6
травянистых растений	10	23.3	7.4	12.6	3	12.5	1.4	10.1	3	14.1	2.2	6.7
Споры	10	18.1	1.7	5.8	3	14.9	34.6	22.7	3	12.2	2.6	6.6

ский тип осадков. Переход от леса к степи, в целом, характеризуется уменьшением в спектрах содержания пыльцы древесных растений от 58—

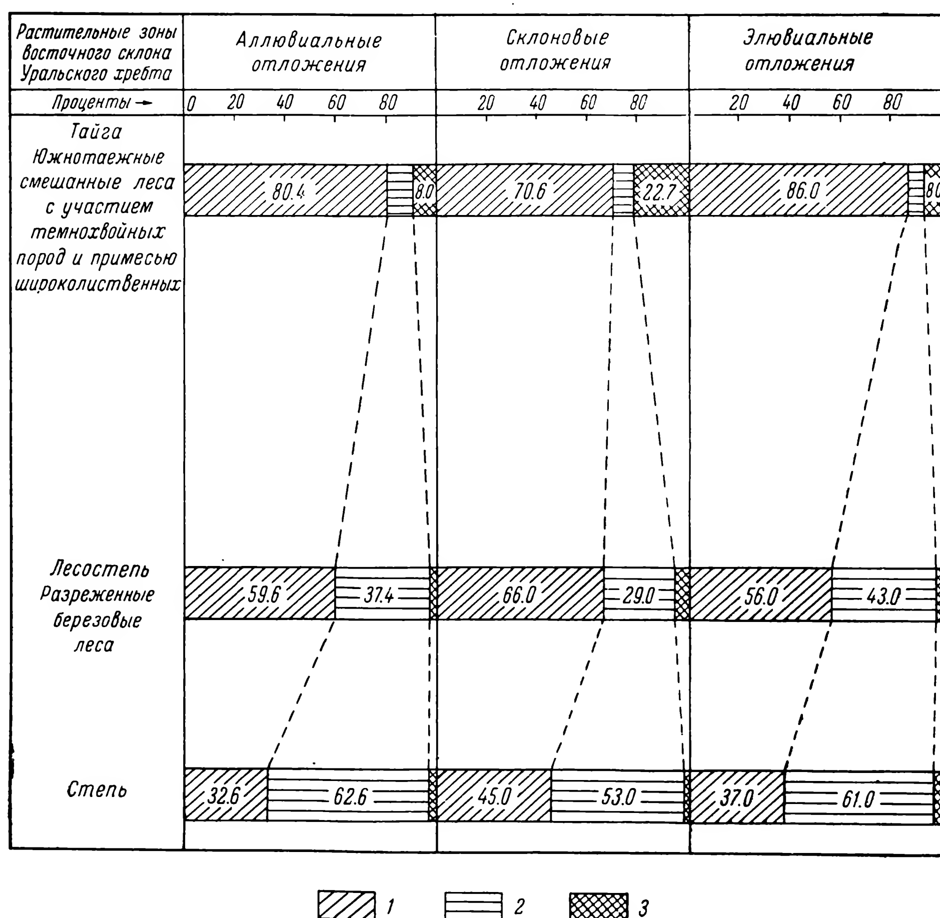


Рис. 4. Диаграмма среднего содержания пыльцы и спор в разных типах отложений трех растительных зон.

1 — пыльца древесно-кустарниковой группы; *2* — пыльца травяно-кустарничковой группы; *3* — споры.

95 до 24—40%. Одновременно возрастает содержание пыльцы травянистых растений с 1.7—23.3 до 59—73%. Зональная типичность спорово-пыльцевых спектров, таким образом, в общих чертах сохраняется (Гри-

чук, 1941). Среднее содержание спор и пыльцы оказывается близким в спектрах отложений разного генезиса для каждой зоны и правильно отражает характер растительности (рис. 4). Наименьшие отклонения от средних значений обнаруживают единичные спорово-пыльцевые спектры тонкозернистой фракции руслового аллювия, в них происходит достаточное естественное осреднение пыльцы и спор. Поэтому на эти спектры, очевидно, и можно опираться при восстановлении климатов прошлого по ископаемым аллювиальным спектрам. Остальные описанные выше единичные спорово-пыльцевые спектры значительно отличаются от средних зональных значений и правильно отражают только локальные условия.

ЛИТЕРАТУРА

Гричук В. П. (1941). Опыт характеристики состава пыльцы в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР. Проблемы физической географии, 11. — Ильин М. М. (1936). Растительность Среднего Урала. В сб.: Природа Урала. — Федорова Р. В. (1952). Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. Тр. Инст. географии АН СССР, 52.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 9 VII 1968).

УДК 58.08 : 581.84 : 581.45 : 582.883

И. Н. Задде

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ВАРИАЦИОННО-СТАТИСТИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ АНАТОМИИ ЛИСТА *FEIJOA SELLOWIANA* BERG.

I. N. ZADDE. ON THE USE OF STATISTICAL METHODS IN THE STUDIES OF THE LEAF ANATOMY IN *FEIJOA SELLOWIANA* BERG.

В последнее время при анатомическом изучении растений заметно усилился интерес к точным математическим методам с применением элементов вариационной статистики, однако методики количественно-анатомических исследований, обоснованных вариационно-статистически, до сих пор не существует.

Родоначальник количественной анатомии В. Р. Заленский (1904) и его последователи П. А. Баранов (1924), В. Г. Александров и О. Г. Александрова (1925), Е. А. Мокеева (1948) и многие другие использовали, как определяет Г. Н. Чернов (1963), «чисто арифметический метод». Позднее М. С. Гзырян (1959) и В. Г. Николаевский (1964) предлагают более полные описательные схемы для количественно-анатомических исследований, в которых остро чувствуется необходимость вариационно-статистического обоснования количественного изучения растений, что особо подчеркивает Николаевский. Ульрих (Ullrich, 1953) и А. К. Шакрыл (1960) изучают варьирование признаков эпидермальных клеток уже с применением вероятностных методов.

Предлагаемое исследование является попыткой более полного количественного изучения листьев на основе вариационно-статистических методов. Цель данной работы — возможно подробнее проследить изменение размеров анатомических элементов в листе, найти минимальную выборку для характеристики всего листа, проверить по доверительным интервалам соотношение размеров некоторых элементов всего листа с его отдельными участками.

Объектом исследования служило вечнозеленое растение *Feijoa sellowiana* Berg., выращенное в оранжерейных условиях Сибирского ботанического сада. Изучавшийся экземпляр — небольшое деревцо с крупными, до 10 см дл. и 6 см шир. округло-обратно-

яйцевидными листьями, густо опушенными с нижней стороны. На поперечном срезе лист довольно толстый (около 400 μ), имеет дорзивентральный мезофилл, составленный из 3—4 слоев столбчатых и 6—7 рядов губчатых клеток с выраженной системой межклетников. Клетки верхнего эпидермиса крупнее нижнего. Кутикула верхняя около 3 μ толщины, нижняя развита слабо. Изучались правые половинки листьев, из которых вырезались участки по 5—7 мм длины и 3—4 мм ширины вдоль каждой жилки первого порядка, так что на лист приходилось в среднем по 15 кусочков. Положение исследуемого участка отмечалось номером жилки, начиная от основания листа, и соответственной частью этой жилки от центра листа к его краю (например, 3ж 2ч — третья от основания жилка, вторая ее часть, т. е. примерно средняя часть листа). Зная, что в листе 5—7 жилок, вдоль каждой из которых последовательно можно вырезать от 1 до 4 кусочков, нетрудно представить положение каждого из них в листе. С каждого такого кусочка готовилось от руки 3—4 поперечных среза, которые помещались в Судан III. Измерения производились с помощью окуляр-микрометра: при большом увеличении (в 600 раз) измерялись толщина кутикулы и эпидермиса с верхней и нижней стороны листа, размеры клеток столбчатой ткани первого, субэпидермального слоя; при малом (в 120 раз) — общая толщина листовой пластинки, толщина палисадной и всей ассимиляционной паренхимы листа. Всего таким образом было произведено 6.860 измерений в 74 кусочках на 5 листьях.

По нескольким большим выборкам (160 измерений для размеров клеток и 35 — для толщины листа) были построены эмпирические кривые распределения, которые позволили сделать вывод о подчиненности наших данных нормальному закону распределения. По этим же выборкам были найдены минимальные выборки по формуле, выведенной из уравнения точности опыта: $P = \frac{\sigma_m \cdot 100}{m}$ (1), $\sigma_m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, отсюда $\sqrt{n} = \frac{\sigma \cdot 100}{P \cdot m}$ и $n = \frac{\sigma^2 \cdot 100^2}{P^2 \cdot m^2}$ (2), где: P — точность опыта в %, σ_m — ошибка среднего арифметического, m — среднее арифметическое, σ — среднее квадратическое отклонение.

При заданном $P = 5\%$ минимальная выборка для размеров клеток — 16—20 измерений, 7—10 измерений для остальных параметров. Надо сказать, что во многих биологических пособиях по статистике (Бейли, 1959; Вольф, 1966; Плохинский, 1966) величина минимальной выборки находится по формуле: $n = \frac{t^2 \cdot \sigma^2}{\Delta^2}$ (3), где t — критерий Стьюдента, который равен $t = \frac{m - \mu}{\sigma_m}$ (4), при σ — среднее квадратическое отклонение, Δ — планируемая разница.

Нетрудно доказать, что эта формула идентична используемой нами. Для этого в формулу (3) нужно подставить значение критерия Стьюдента (4), а σ_m найти из уравнения точности опыта (1) — $\sigma_m = \frac{m \cdot P}{100}$ и тоже подставить в эту формулу: $n = \frac{t^2 \cdot \sigma^2}{\Delta^2} = \frac{(m - \mu)^2 \cdot \sigma^2}{\sigma_m^2 \cdot \Delta^2} = \frac{\sigma^2}{\sigma_m^2} = \frac{\sigma^2 \cdot 100^2}{P^2 \cdot m^2}$ (см. формулу 2) ($(m - \mu)^2$ и Δ^2 равны при достаточной точности опыта), т. е. обе формулы тождественны, но используемая нами удобнее в обращении и выгодно отличается от общепринятой тем, что позволяет сказать, с какой точностью можно охарактеризовать по данной выборке определенный участок листа.

Следуя формулам и методам закона нормального распределения, были найдены доверительные интервалы для каждого из кусочков всех изученных листьев. Насколько точно можно судить по любой минимальной выборке, взятой из любой части листа, видно из следующих примеров. Общий доверительный интервал толщины листовой пластинки 5-го листа, например, равен 272—300 μ, доверительные же границы в любом из 16 кусочков этого листа равны соответственно:

1ж 1ч 262 — 290 μ
3ж 2ч 270 — 311 μ
5ж 3ч 254 — 290 μ
7ж 2ч 261 — 289 μ.

Имеющиеся несоответствия с общелистовым интервалом объясняются заданной точностью в 5%, которая считается лишь удовлетворительной, тогда как достаточно точным опыт будет при $P < 2\%$.

По найденным доверительным границам (по каждому параметру) были построены графики для каждого из 5 листьев. Выявить заметную закономерность в распределении анатомических элементов по листу не удалось, только толщина листа несколько увеличивается в его средней части. Поскольку вычисление критерия достоверности между каждой парой средних в двух направлениях, от основания листа к его верхушке и от центральной жилки к краю, представляет существенные трудности, то эта величина была высчитана более подробно только для общей толщины листа и только в одном из 5 листьев. Достаточно достоверными (уровень достоверности 0.95; 0.99) оказались различия только между крайними участками листа, большинство же остальных недостоверны, в том числе и для других параметров. Увеличивать численность выборки мы сочли нецелесообразным, так как точность выборки в каждом участке листа оказывается достаточно высокой (значительно меньше 2%), поэтому увеличение выборки едва ли приведет к более достоверным различиям между кусочками.

Это еще раз доказывает отсутствие выраженной закономерности в изменениях величины анатомических элементов по листу и говорит о том, что изучение указанных параметров листа можно производить в любой его части, а не обязательно в средней, как это было установлено предыдущими количественно-анатомическими исследованиями, справедливыми только на уровне средних арифметических значений.

Кроме того, были найдены коэффициенты вариации средних по каждому параметру, вычисленные для каждого листа по формуле:

$$V = \frac{\sigma \cdot 100}{M},$$

где $\sigma = \sqrt{D}$, а $D = \frac{\Sigma (M - m)^2}{n - 1}$,

σ — среднее квадратическое отклонение,
D — дисперсия,
M — среднее арифметическое по листу,
m — среднее арифметическое каждого кусочка,
n — число кусочков.

Соответственно были найдены и коэффициенты вариации средних по всем 5 листьям (табл. 1). Эта величина означает, что любое, наугад взятое среднее арифметическое, будет отличаться от общего среднего в этих двух ярусах (или любое значение в минимальной выборке участка листа от его общелистового среднего) на величину этого коэффициента. Так, например, по 5 листьям они будут равны: для общей толщины листа — 9%, мезофилла — 10%, палисадной ткани — 19%, длины столбчатых клеток — 14%, ширины их — 10% и т. д. Т. е. по указанной минимальной выборке, взятой из одного только кусочка любого из 5 листьев, можно судить о величине изучаемого параметра с точностью до 80% (толщина палисадной ткани) и более. Точность характеристики листа по одной такой выборке еще выше (см. коэффициенты вариации в каждом листе).

Дополнительно мы попытались проследить изменения анатомических элементов листа в зависимости от его положения на побеге и в кроне исследуемого растения. Для этого было взято по одному побегу из нижнего, среднего и верхнего ярусов кроны и по три листа в каждом из побегов, также из нижней, средней и верхней частей его, исключая текущий прирост. Сделать определенные выводы по варьированию анатомических признаков листа в побеге не представляется возможным из-за малочисленности данных, но в зависимости от положения его в кроне наблюдается некоторое увеличение почти всех анатомических элементов листа в верхнем ярусе по сравнению с нижним и средним. При этом изменения в размерах палисадных клеток выражены слабо.

ТАБЛИЦА 1

Варьирование анатомических элементов листа в зависимости от положения его в кроне растения

Положение в кроне	Номер листа и положение на побеге	Доверительный интервал (μ)	Коэффициент вариации (%)								
			общая толщина листа	толщина		длина столбчатых клеток	ширина столбчатых клеток	толщина			
				ассимиляционной ткани	столбчатой ткани			кутикулы верхней	эпидермиса верхнего	кутикулы нижней	эпидермиса нижнего
Нижний ярус	1-й лист, в конце побега	$m \pm 3\sigma_m$ V	227 ±15 3.3	207 ±13 3.4	58 ±6 10.2	33.5 ±3.35 7.2	3.98 ±1.05 5.1	2.75 ±0.2 2	18.8 ±0.84 7	1.40 ±0.36 5.6	11.2 ±0.75 3.7
	2-й лист, в конце побега	$m \pm 3\sigma_m$ V	297 ±17 4.5	264 ±14 4.1	91.8 ±6.6 6.5	38.4 ±3 6.1	10.8 ±1.11 5.1	2.95 ±0.36 4.5	21.1 ±1.71 15.8	1.48 ±0.15 9.5	12.4 ±1.08 7.4
	3-й лист, в конце побега	$m \pm 3\sigma_m$ V	302 ±10 4.1	266 ±11 9	86.5 ±4.4 4.8	39.6 ±2.4 5.6	11.1 ±0.81 5	2.95 ±0.27 5.3	21.3 ±1.6 4.7	1.41 ±0.15 10.7	10.8 ±0.81 4.4
Средний ярус	4-й лист, в средней части побега	$m \pm 3\sigma_m$ V	253 ±13 3	216 ±13 2.9	54.9 ±5 4.7	31.5 ±5.1 9	8.6 ±1.08 5.4	2.55 ±0.24 4.2	21.6 ±1.6 3.6	1.25 ±0.15 7	10.6 ±1.2 4.7
	5-й лист, в средней части побега	$m \pm 3\sigma_m$ V	286 ±14 6.3	252 ±13 7.2	84 ±5 6.6	44.8 ±6 5.5	11.2 ±0.9 5.5	2.99 ±0.21 5.9	19.8 ±1.8 5.5	1.58 ±0.16 6.9	11.3 ±1.1 4.2
По всем 5 листьям		$M \pm 3\sigma_M$ V	283 ±6 9	247 ±5.7 10.3	77 ±2.4 19.5	37.2 ±2.4 14	10.5 ±0.63 10	2.87 ±0.1 7.2	20.8 ±1.8 7.7	1.43 ±0.18 11	11.3 ±0.7 7.8

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты вариации (в %)

Вид	Общая толщина листа	Ассимиляционная ткань	Столбчатая ткань	Длина столбчатых клеток	Ширина столбчатых клеток	Кутикула верхняя	Эпидермис верхний	Кутикула нижняя	Эпидермис нижний	Толщина наружной стенки верхней эпидермы	Толщина наружной стенки нижней эпидермы
Olea europaea	7	8	13	7	8.8	21.7	15.5	19.2	10.4	19.2	9
Buxus sempervirens	5	6	9	7.4	8.7	13	4.7	12.7	6.6	—	—
Feijoa sellowiana	12	12.9	20	9.7	10.5	25.5	14.6	2.4	5	—	—

Не имея возможности более подробно провести эту часть исследований, мы остановились на нахождении коэффициентов вариации средних для двух других видов вечнозеленых растений — *Olea europaea* L. и *Buxus sempervirens* L. Для этого было взято из трех ярусов кроны растений указанных видов и *Feijoa sellowiana* по одному листу из разных участков побегов. Найденное для трех листьев общее среднее арифметическое условно принято за генеральное. Коэффициент вариации находился обычным путем по указанной выше формуле $\left(V = \frac{\sigma \cdot 100}{m}\right.$, где $\left.\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma (M-m)^2}{n-1}}\right)$, но не для трех листьев, а для четырех, последний лист не участвовал в нахождении среднего и служил как бы для сравнения наугад взятого листа с тремя другими. Это повышает значение коэффициента вариации и приближает его к истинному.

Полученные данные сведены в табл. 2. Из этой таблицы видно, что коэффициент вариации для разных анатомических элементов принимает весьма различные значения, не превышающие, однако, 30%. Анализировать здесь причины разброса в цифрах мы не будем: возможно, это следствие несколько иных закономерностей в изменении размеров анатомических элементов по ярусам у разных видов, хотя говорить об этом по столь малочисленным данным преждевременно, возможно, это результат случайностей. Но таблица позволяет сделать главный вывод, что результатам, полученным только по одному листу и одной выборке из него, можно доверять примерно на 70%.

Таким образом, на основании подробного количественно-анатомического исследования 5 листьев фейхоа и предварительного изучения варьирования анатомических признаков в зависимости от положения листа на побеге и в различных частях кроны можно наметить следующие выводы.

1. В варьировании общей толщины листа, толщины палисадной и всей ассимиляционной тканей, размеров столбчатых клеток субэпидермального слоя, толщины эпидермы и кутикулярных слоев заметных изменений в разных участках листа не наблюдается.

2. Измерения указанных величин можно производить в любой части листа, а при изучении нескольких листьев одного растения во избежание ошибки типичности лучше производить измерения в разных участках этих листьев.

3. Минимальная выборка для получения удовлетворительных данных по листу для слабо варьирующих величин (толщина листа, кутикулы и др.) должна быть равна 7—10 измерениям, а для размеров клеток, варьирующих в листе значительно сильнее, — 16—20 измерениям. Для достижения большей точности достаточно удвоить или утроить число измерений.

4. Предварительное изучение варьирования анатомических признаков в зависимости от положения листа на побеге и в кроне растения не позволяет сделать точных выводов о характере варьирования, но оно показало довольно высокую точность, с которой можно судить о размерах анатомических элементов листа, найденных только по одному листу и одной минимальной выборке из него. Для получения еще более точных данных необходимы дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1925). Количественные изменения в строении листьев некоторых травянистых растений при различных сроках посева. Научно-агрономический журн., 2, 11. — Баранов. П. А. (1924). К методике количественно-анатомического изучения растений (распределение устьиц). Бюлл. САГУ, 7. — Бейли Н. (1959). Статистические методы в биологии. — Вольф В. Г. (1966). Статистическая обработка данных. — Гзырян М. С. (1959). К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. Тр. Инст. ботаники АН Азерб. ССР, 21. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст. 4, 1. — Мокеева Е. А. (1948). К методике изучения анатомии листа. ИАН Уз-

бекской ССР, 1. — Николаевский В. Г. (1964). К методике количественно-анатомического изучения влияния внешней среды на структуру вегетативных органов высших растений. Бот. журн., 49, 6. — Плохинский Н. А. (1966). Биометрические методы в генетических исследованиях. В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. — Чернов Г. Н. (1963). Н. П. Кренке и его теория старения и омоложения. — Шакрыл А. К. (1960). Изменчивость эпидермиса листьев камфарного лавра. Сообщ. АН Груз. ССР, 24, 1. — Ullrich J. (1953). Variationsstatistische Untersuchungen an Blättern. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 66, 9.

Томский государственный педагогический институт.

(Получено 22 V 1969).

УДК 581.9 : 502.72 (571.63)

О. Д. Форш

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ СУПУТИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

O. D. FORSCH. CETRAIN SPECIES NEW FOR THE FLORA OF THE SUPUTINSKY NATURE RESERVE (THE SOVIET FAR EAST, MARITIME TERRITORY)

Список флоры Супутинского заповедника (Южное Приморье) был составлен в 1936 г. (Воробьев и др., 1936) и насчитывал 565 видов. В последующих работах Я. Я. Васильева (1938) и З. И. Лучник (1938) упоминается несколько видов, не вошедших в этот список. Наши сборы в 1966—1968 гг. также выявили виды, отсутствующие в списке. Всего оказалось 70 видов, новых для флоры заповедника.

Из этих видов 25 — сорные растения, появившиеся после расширения центральной усадьбы заповедника и распашки огородов; приводим их список:

Digitaria asiatica Tzvel.
Agrostis alba L.
Eriochloa villosa (Thunb.) Kunth
Poa annua L.
P. pratensis L.
Agropyron repens (L.) P. B.
Humulus japonicus Sieb. et Zucc.
Urtica cannabina L.
Rumex acetosella L.
Chenopodium album L.
Ch. glaucum L.
Ch. viride L.
Amaranthus leucospermum S. Wats.
Capsella bursa-pastoris (L.) Medic.
Vicia cracca L.
Malva mauritiana L.
M. pusilla Smith
Onagra muricata (L.) Moench
Metaplexis japonica (Thunb.) Makino
Physalis glabripes Pojark.
Plantago media L.
Galium spurium L.
Xanthium sibiricum Patrin.
Matricaria matricarioides (Less.) Porter ex Britt.
Artemisia scoparia Waldst. et Kit.

Большу́ю группу составляют растения, которые не относятся к сорнякам, но появились в результате деятельности человека (разрежение древесного полога, проведение дорог, образование полян и луговин среди леса), к ним относятся следующие виды:

Thypha latifolia L. — несколько экземпляров обнаружено в придорожной канаве в районе Егерского ключа.

Miscanthus saccariflorus (Maxim.) Hack. — небольшие заросли у западной границы заповедника, вдоль дороги.

Panicum acroanthum Steud. — единично на сырой лужайке в районе кордона № 1.

Scirpus wichurai W. Beck., *Eleocharis maximoviczii* Zinserl., *Carex leiorhyncha* C. A. Mey. — все три вида встречаются вдоль троп по сырым местам, первые два единично, последний — довольно часто.

Juncus decipiens (Buch.) Nakai — вдоль тропы на Солонцовские скалы, только в одном пунтке.

Stellaria media (L.) Cyr., *S. jaluana* Nakai, *Cerastium arvense* L. — изредка встречаются вдоль главной дороги заповедника и на полянах вокруг центральной базы.

Gypsophila serotina Hayne — в массе растет вдоль дороги в районе базы заповедника.

Ranunculus chinensis Bge. — встречается небольшими группами вдоль главной дороги.

Ranunculus repens L. и *R. propinquus* C. A. Mey. растут на луговине у западной границы заповедника.

Melilotus suaveolens Ldb. — единично в районе базы и кордона № 1.

Trifolium hybridum L., *T. arvense* L. — на луговине у западной границы заповедника, нечасто.

Viola mandshurica W. Beck. — несколько экземпляров появилось вдоль главной дороги, в районе базы.

Primula patens Turcz. — единично у дороги под перевалом Супутинка—Майхе и в районе базы.

Linaria vulgaris Mill. — несколько экземпляров вдоль дороги у западной границы заповедника.

Inula japonica Thunb. — на полянах в окрестностях базы, становится довольно обычным видом.

К третьей группе относятся виды редкие, не попавшие в список флоры, так как были пропущены предыдущими исследователями вследствие их малочисленности.

Dryopteris nipponica (Fr. et Sav.) C. Christ. — изредка встречается в заболоченных ясеневниках с ольхой.

Dryopteris robertiana (Hoffm.) C. Christ. — найден всего в одном пункте у подножья Солонцовских скал.

Botrychium lunaria (L.) Sw. — в кедрово-дубовом лесу выше пробы № 1, под гребнем хребта. Только в указанном пункте, единично.

Festuca rubra L. — на пограничной просеке в восточной части заповедника, единичные экземпляры.

Elymus excelsus Turcz. — на просеке под перевалом Супутинка—Майхе, отдельные экземпляры.

Carex disperma Dew., *C. stipata* Muehl. — встречаются в долинных кедрово- и ильмово-широколиственных лесах, довольно редко.

Alnus tinctoria Sarg. — в долинных кедрово- и ильмово-широколиственных лесах, совместно с *Alnus hirsuta*, но встречается гораздо реже последней.

Achudemia japonica Maxim. — в долинных ильмово-широколиственных лесах и на теневых скалах, изредка.

Spiraea elegans A. Pojark., *S. flexuosa* Fisch. — на южных скалах и осыпях, изредка.

Spiraea sericea Turcz. — просека у западной границы заповедника, в заболоченных ясеневниках с ольхой, изредка.

Trifolium lupinaster L. — на скалах водораздела р. Каменки и Солонцового ключа, редко.

Lathyrus quinquenervius (Miq.) Litv. — в кедрово-дубовых лесах у западной границы заповедника, изредка.

Pyrola incarnata Fisch. — найдена только в одном пункте — у подножья Солонцовских скал, в виде обширной заросли, совместно с можжевельником *Juniperus dahurica* Pall. Самое южное известное местонахождение этого вида грушанки в пределах территории СССР.

Cynanchum inamoenum (Maxim.) Loes. — в кедрово-дубовом лесу на водоразделе р. Б. и М. Барсуковки, единично.

Trigonotis myosotidea Maxim. — небольшие заросли выше слияния рр. Супутинки и Каменки, вдоль русла.

Следует упомянуть и виды, которые прибавились в результате изменений в систематике, а также пропущенные скорее всего по техническим причинам. К первым относятся:

Dryopteris buschiana Fom. Раньше его не отделяли от *D. crassirizoma* Nakai. В заповеднике встречаются оба эти вида.

Melica komarovii Luchnik — к моменту составления списка флоры этот вид еще не был описан. Встречается в долинных кедрово- и ильмово-широколиственных лесах, изредка.

Tilia taquetii C. K. Schneid. Очевидно, не рассматривалась отдельно от *Tilia amurensis* Rupr.

К пропущенным в списке видам относятся: *Dryopteris linneana* C. Christ., *Carex reventa* Krecz., *Trollius chinensis* Bge., *Schizandra chinensis* (Turcz.) Bail. — все эти виды встречаются в значительном количестве, пропустить их в природе невозможно, очевидно, они выпали из списка флоры из-за технических погрешностей.

Таким образом, из 70 видов, новых для флоры Супутинского заповедника, только 21 вид может считаться пропущенным предыдущими исследователями, 46 видов заносных, в том числе 25 сорных. В дальнейшем можно ожидать увеличения списка не более чем на 10—20 видов (кроме сорных), так что следует считать, что к настоящему времени состав флоры Супутинского заповедника выявлен достаточно полно.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Я. Я. (1938). Лесные ассоциации Супутинского заповедника Горно-таежной станции. Тр. Горно-таежной станции Дальневосточного филиала АН СССР, 2. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Воробьев Д. П., Г. Э. Куренцова, З. И. Лучник, Т. В. Самойлова, А. М. Скибинская. (1936). Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Тр. Г. Т. С. АН СССР, I. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1931, 1932). Определитель растений Дальневосточного края, I—II. — Лучник З. И. (1938). Кормовые растения южноуссурийской тайги. Тр. Г. Т. С. АН СССР, 2. — Лучник З. И. (1938). Систематические заметки по злакам и осокам Уссурийского края. Вестн. ДВФ АН СССР, 31 (4).

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
п/о Каменушка,
Приморский край.

(Получено 8 VII 1969).

УДК 581.9 : 582.738 : 633.882.21 (47)

Н. С. Пробатова

GLYCERIA DEPAUPERATA OHWI — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИД

N. S. PROBATOVA. *GLYCERIA DEPAUPERATA* OHWI — A SPECIES HEW FOR THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Во время работ комплексной экспедиции Биолого-почвенного института Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР и Дальневосточного университета летом 1968 г. на южных Курильских островах нами был собран обширный материал по дальневосточным злакам. При обработке сборов с о. Итуруп был обнаружен новый для флоры СССР вид рода *Glyceria* R. Br. — *G. depauperata* Ohwi. В отечественной литера-

туре, в частности в последней сводке В. Н. Ворошилова «Флора Советского Дальнего Востока» (1966), *Glyceria depauperata* не упоминается. Во «Флоре Японии» Ови (Ohwi, 1965) этот вид указывается только для северной части Японии (о-ва Хоккайдо и Хонсю).

Glyceria depauperata — вид из родства *G. fluitans* R. Br. (секция *Glyceria*). До недавнего времени на Дальнем Востоке был известен только один вид этой секции — *G. leptorhiza* (Maxim.) Kom., распространенный по Амуру. В последнее время Т. И. Нечаевой (1969) был обнаружен на Сахалине еще один вид этой группы — *G. fluitans* (здесь он является заносным). Найденный нами вид *G. depauperata* — третий представитель секции *Glyceria* на советском Дальнем Востоке.

Glyceria depauperata отличается от *G. fluitans* тонкими более узкими и короткими пластинками листьев, короткими язычками, более мелкими пыльниками; от *G. leptorhiza* этот вид отличают слабые стелющиеся стебли с большим количеством узлов, коротко заостренные пластинки листьев, более крупные колоски.

Ввиду отсутствия в отечественных «Флорах» диагноза *G. depauperata* приводим здесь описание этого вида, составленное на основании собранных нами образцов, с учетом данных Ови (1965).

Glyceria depauperata Ohwi, 1931, Bot. Mag., Tokyo XIV : 381 (*G. fluitans* var. *leptorhiza* auct. fl. Japon., non Maxim.).

Растения с тонкими слабыми полустелющимися стеблями, в узлах коленчато-согнутыми, с многочисленными придаточными корнями; язычки листьев 2—5 мм дл., пластинки листьев 4—8 см дл. и 2—4 мм шир., плоские, мягкие, светло-зеленые; метелки 10—25 см дл., сжатые и производят впечатление линейных (особенно в молодом состоянии); колоски 10—25 мм дл., с 7—15 цветками, цилиндрические, бледно-зеленые; колосковые чешуи узкояйцевидные, нижняя 1 мм дл., верхняя около 2 мм дл.; нижние цветковые чешуи 2.5—3.5 мм дл., узкопродолговатые; верхние цветковые чешуи с крылатыми килями; пыльники около 0.7 мм дл. — Остров Итуруп, окр. пос. Горячие Ключи, у ручья в системе р. Благодатной, в быстро текущей воде, 24 VIII 1968, № 1530, Н. Пробатова (Герб. БПИ; дублет в БИНе).

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). — Нечаева Т. И. (1969). Новые флористические находки на острове Сахалине. Бот. журн., 54, 1. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 13 VII 1969).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.6 (4/9)

Е. В. Вульф и О. Ф. Малеева. Мировые ресурсы полезных растений. Пищевые, кормовые, технические, лекарственные и другие. Справочник. Ответственный редактор Ф. Х. Бахтеев. Ленинград, изд. «Наука», 1969. 562 стр. Тираж 7500. Цена 3 р. 94 к.

G. P. YAKOVLEV (A REVIEW). E. V. WULF AND O. F. MALEYEVA. THE WORLD RESOURCES OF THE USEFUL PLANTS. FOOD FORAGE, INDUSTRIAL, MEDICINAL AND OTHERS. A REFERENCE BOOK. 1969

Прежде чем приступить к обязанностям рецензента, я позволю себе, от имени многих коллег, поблагодарить Ольгу Федоровну Малееву за огромный труд, проделанный ею по подготовке и изданию вышеназванной книги, начатой погибшим в блокадном Ленинграде Евгением Владимировичем Вульфом.

Ознакомление с великолепной картотекой Отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, которая легла в основу справочника и была в значительной ее части составлена О. Ф. Малеевой, дает право утверждать, что рецензируемая книга базируется на очень солидной и обширной литературной подборке. Естественно, конечно, что публикация хотя бы части собранных данных (в книге речь идет о 2540 культурных и интродуцированных видах) представляет сама по себе явление очень значительное, тем более, что на русском языке подобных сводок нет и мы всегда испытываем самые серьезные затруднения, когда речь заходит о тропических полезных растениях. Разумеется, с растениями местной флоры (имея в виду, конечно, и интродуцированные в СССР виды) дело обстоит лучше, поскольку опубликован ряд библиографий и справочников по лекарственным, декоративным, дубильным и прочим группам полезных растений, однако сведение данных в единую, достаточно компактную сводку, создает несомненные преимущества для любого круга авторов.

Такое сведение разнообразных данных в одну сводку требует, однако, очень внимательного подхода и самой осторожной обработки всей суммы первичной информации, тем более что в силу практической неисчерпаемости предмета невозможно найти составителя, одинаково компетентного во всех вопросах. Разумеется оптимальным вариантом создания подобного рода справочников является коллективная работа многих специалистов. И в этом отношение небезынтересно вспомнить об опыте создания различных «Флор», являющихся по существу коллективно созданными сводками. В области ресурсоведения подобная практика пока не является нормой, а между тем рецензируемая книга от такой коллективизации усилий ряда специалистов могла бы только выиграть. Сейчас же приходится говорить о значительных просчетах, допущенных при обработке опубликованных данных, главным образом на этапе редактирования.

В самом деле, опытный редактор, Ф. Х. Бахтеев, должен был найти оптимальный и очевидный вариант коллегиальной работы, тем более, что Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, где книга создавалась, располагает для этого вполне квалифицированными специалистами.

Добросовестнейший библиограф О. Ф. Малеева в течение почти 30 лет, прошедших с момента смерти инициатора создания этой сводки Е. В. Вульфа, собирала и дополняла рукопись новыми сведениями. Но она одна не могла, опять же в силу неисчерпаемости предмета, превратить массу собранных сведений в справочник. Тут смещение акцентов, нивелировка главного в пользу второстепенных сведений были предопределены заранее постановкой работы.

Конкретных примеров такого рода неверной акцентировки довольно много. Я, однако, приведу лишь наиболее близкий мне пример из хорошо знакомого рода *Sophora*. Для единственного упоминаемого вида этого рода *S. japonica* (следовало бы упомянуть по крайней мере еще 2 интродуцируемых) главнейшим в разделе «Хозяйственное значение» (основной раздел всех статей) должно явиться указание, что этот вид является одним из нескольких основных мировых источников получения рутина. Между тем справочник указывает, что *S. japonica* — «Лек. в Кит. и СССР. Бобы спелые

содержат бактерициды, из них препарат „софорин“ применяют при гнойных ранах и ожогах. Во всех молодых органах много рутина, в мол. пл. до 46%. Является сырьем для получения витамин. (рутина? — *Г. Я.*). Крас. — цв. в Яп. . . Медонос, декор.». Право же из подобной подборки весьма сложно составить представление об истинном положении вида в балансе мировых ресурсов.

Смещению акцентов способствует и отсутствие хотя бы простейшей хронологической дифференциации собранных сведений, ибо новейшие данные (как сказано в предисловии, реферирована литература по 1965 г. включительно) равноправно соседствуют с данными столетней давности, что в связи с отсутствием соответствующих конкретных ссылок заставляет принимать приводимые материалы вне времени.

Между тем совершенно очевидно, что не все сведения заслуживают одинакового внимания и доверия, и справочник должен не только их сообщать, но и давать специалисту возможность, не отрываясь от него, проделывать некий экспресс-анализ публикуемой информации, не повторяя вновь пути, который уже проделали авторы справочника. Подобный экспресс-анализ, разумеется, невозможен без определенного соответствия между сообщаемыми данными и приводимой библиографией. К сожалению, в рецензируемом справочнике такой принцип соответствия нередко нарушен, ибо сведений цитируется куда больше, чем может быть почерпнуто из выбранной «важнейшей литературы».

Кроме того, эта «важнейшая литература» чаще всего вынесена в отдельный раздел статей и практически остается лишь гадать, к какому же источнику все-таки обратиться за подтверждением того или иного положения. Будучи оторваны от соответствующих библиографических ссылок, многие сведения кажутся апокрифичными или же, еще хуже, мы вынуждены некоторые утверждения отнести за счет авторов и редактора справочника. Таковы утверждения о том, что «в Японии как эрзац женьшеня разводят *Panax repens* Maxim.», указание о том, что *Rheum emodi* Wall. является однолетним растением, а *Citrullus colocynthus* (L.) Schrad. принят в советской фармакопее (какой? — *Г. Я.*) или что *Ginkgo biloba* L. разводится как декоративное только в США, а *Ammomum cardamomum* L. одновременно указывается синонимом и к *Ammomum kepulaga* Sprague et Burk., и к *Elettaria cardamomum* White et Maton, одновременно и еще целый ряд других сомнительных данных.

Разумеется справочник уже по специфике своей подразумевает конспективность в изложении. Однако эта природная конспективность все-таки не дает оснований для публикации весьма своеобразных подборок сведений такого, например, типа: «Пл. вкусны, не транспортабельны, есть нектарины, урожаен, иммунен» (это полная цитата указанного раздела для *Persika ferganensis* (Kost. et Rjab.) Koval. et Kost., или (о *Drimiopsis barteri* Baker) — «Лек. (и фетиш)», далее о *Mesembryanthemum edule* L. — «Пл. — фрукты и овощи у негров. . .», или в характеристике плодов *Manilkara zapota* (L.) Van Royen — «. . . пл. величиной с яйцо съедобны, похожи на хорошие груши». Своеобразно сообщение о том, что *Palagium philippense* (Perr.) C. B. Rob.«. . . имеет ягоды сладкие с запахом гуттаперчи. . .», тогда как белая гуттаперча из *Palagium calophyllum* Pièrre — «используется для зубных пломб и пр.» (? — *Г. Я.*).

Мы уже упоминали, говоря о роде *Sophora*, о не всегда удачном выборе объектов информации. Ряд лекарственных интродуцируемых растений в сводке не упоминается. В то же время включение в перечень объектов информации некоторых видов из родов *Polygonum* L., *Chenopodium* L., *Panax* L., *Psoralea* L., *Aplophyllum* Juss. и ряда других, насколько известно никогда реально не интродуцировавшихся, хотя и связано со вполне объяснимым желанием авторов что-либо не упустить, свидетельствует, с другой стороны, о недостатке редакторской работы. Впрочем, избыток данных — вещь легко извиняемая, хотя следует отметить, что само название «. . . ресурсы полезных растений» претендует на нечто большее, так как понятие ресурсов не исчерпывается лишь синонимикой, географией и хозяйственным значением тех или иных видов, а полезных растений несомненно больше, чем культурных и интродуцируемых.

Приходится признать, что в целом справочник получился не во всем удачным. Однако основа книги — библиографический каталог, составленный О. Ф. Малеевой, и первоначальная рукопись Е. В. Вульфа сохранены и могут быть использованы для дальнейшей работы и нового издания, которое несомненно потребует коллективного редактирования.

Г. П. Яковлев.

Ленинградский
химико-фармацевтический
институт.

(Получено 25 XI 1969).

УДК 019.941 : 581.526.537 (477) : 581.55

И. И. Гордиенко. Олешские пески и биогеоценотические связи в процессе их зарастания. Изд. «Наукова думка», Киев, 1969, 242 стр. (17.1 п. л.), библ. 444 назв. Цена 1 р. 33 к.

A. G. GAEL (A REVIEW). I. I. GORDIYENKO. THE OLESHIAN SANDS AND THE BIOGEOCOENOTIC RELATIONS IN THE COURSE OF THEIR COLONISATION. 1969

В низовьях Днепра, от Каховки до устья реки, на пространстве в 200 тысяч га залегают пески, называемые Олешскими. Это наиболее изученные пески в Советском Союзе — библиография о них составляет свыше 400 названий. Тем не менее труд И. И. Гордиенко, посвященный вскрытию причин дефляции и установлению закономерностей демутации песков, вносит не только новое, он оригинален по форме и по содержанию. Написана книга увлекательно, хорошим языком; в ней использованы многолетние опыты автора, многочисленные тонкие его наблюдения, а также обобщена литература в очень широком диапазоне знаний, необходимых для комплексного решения сложнейшей задачи закрепления и освоения малоплодородных кварцевых выщелоченных песков в условиях климата сухой степи. Книга состоит из 10 глав, объединенных в 3 части, и приложения (названия растений и животных на русском и латинском языках). Иллюстрирована книга 65 графиками, схемами, картами и фотографиями.

Во введении автор излагает программу изучения и обстоятельно выясняет происхождение самого названия Олешских песков.

В первой части дан природно-исторический очерк Олешья в современном его состоянии и в прошлом. Кратко описываются почвы — их механический и химический состав, водно-физические свойства и плодородие. Обстоятельно и интересно проанализирован климат. Рельеф и растительность описаны совместно как взаимообусловливающие факторы. Кратко, но выразительно изложена гидрогеология, геологическое происхождение надпойменных террас и арен на них. По археологическим находкам автора, историческим источникам, данным геоботанических исследований и по палинологическим анализам торфа Кардашинского болота весьма достоверно реставрируется ландшафт Олешья в прошлом как «интразональная бугристо-песчаная лесостепь», по-видимому, соответствующая «Гилее» Геродота. Установление такого соответствия важно с геоботанической и практической точек зрения. Ведь не безразлично — будут ли создаваемые ныне на больших площадях лесные культуры биологически устойчивыми или же они преждевременно отомрут от дефицита влаги при сплошном облесении, согласно гипотезе Г. Н. Высоцкого. Если во времена Геродота на Олешье рос лес и в течение исторического времени климат не изменился, массивное лесоразведение не окажет пагубного влияния на понижение уровня грунтовых вод, а значит и не обусловит гибели лесных культур.

Вторая часть посвящена биогеоценотическим связям. Автор различает облигатные (почва и климат) и факультативные (деятельность человека) факторы дефляции. Уничтожение леса и разбивание пастбищ чрезмерным выпасом началось еще в неолите, продолжалось в бронзовом и железном веках и особенно усилилось после присоединения в 1783 г. к России Крымского ханства (начало массовой колонизации). Многолетние наблюдения автора дали ему возможность свести баланс дефляционно-аккумулятивного процесса. Этот баланс был положен им в основу схемы естественного зарастания и последовательного нивелирования бугристых песков Олешья. Новой является концепция, что настоящими пионерами голых песков выступают лишь немногие (1—2, редко 3) виды олиготрофных многолетних (древесных или кустарниковых) корневищных растений-псаммофитов с относительно тяжелыми плодами без парусных придатков; это растения, способные выносить не только засыпание стеблей песком, но и довольно длительное выдувание корневой системы. На песках Олешья таким требованиям отвечает только один пионер — кустарник ракитник *Cytisus borysthenicus* Grun. Автором установлен ряд биогеоценотических связей между бугристым рельефом Олешья и повреждением семян ракитника долгоносиком апионом, между дефицитом семян пионеров и медленным зарастанием песков. Так, медленное зарастание Олешских песков обусловлено, как оказалось, почти полным (до 99%) и почти ежегодным уничтожением семян ракитника. Сравнительно большой выход неповрежденных семян наблюдается лишь один раз в 10—20 лет и обычно следует за годами развития энтомофагов бракона и халцидки на личинках апиона продолговатого и огневки акациевой, повреждающих семена ракитника, отсутствие которого обусловливает формирование ветром бугристого рельефа на незаросших песках. Вскрыта роль энтомофауны в почвообразовании и развитии клубеньков на корнях бобовых и ольхи. Интенсивность образования клубеньков на корнях последних зависит не только от наличия в песках клубеньковых бактерий и актиномицетов, но и от богатства песков органическим веществом, которое представлено на песках Олешья в основном экскрементами почвенных беспозвоночных. В книге приводятся другие интересные наблюдения за интимными процессами биогеоценотических связей между растительностью и фауной, показывающие, что проблема медленного зарастания голых песков оказывается компетенцией не только фитомелиораторов, но также энтомологов и вообще зоологов.

Третья часть посвящена вопросам фитомелиорации. Устанавливается место голых и слабо заросших песков в эдафической сетке Алексеева-Погребняка путем введения

новой таксономической единицы — протоборо́в, отражающих меньшее плодородие упомянутых местообитаний по сравнению с плодородием почв борового ряда. Дается анализ факторов, обусловливающих непригодность шелюги и осокоря, а также некоторых других интродуцированных в разное время древесных, кустарниковых и травянистых видов для закрепления голых песков. Приводятся результаты успешного испытания для этих целей булавоносца *Corynephorus canescens* (Bernh.) P. B. и ракитника. Наиболее эффективным растением для закрепления голых песков Олешья оказался ракитник. Уже через 4—5 лет после его поселения незарастающие десятилетиями голые пески стабилизируются. Особенно интенсивно растет ракитник при посадке его с внесением горсти торфа, который также стимулирует порослевую способность стволика в зоне гипокотиля, бывшей в контакте с торфом, но затем обнаженной в процессе дефляции. Такая порослевая способность вызывает в свою очередь сильное кущение растения, являющееся первым условием мелиоративной эффективности фитоценоза. Автор рекомендует закладывать на песках семенные плантации ракитника, на которых можно было бы вести борьбу с апионом и собирать семена. Довольно эффективным оказался и булавоносец, в 2—3 раза ускоряющий процесс закрепления полузаросших песков.

Заслуживает внимания также анализ и обобщение автором обширной литературы по физиологии растений, лесоводству, плодоводству, общему растениеводству и опыты по взаимной трансплантации деревьев с кустарниками и быстрорастущих деревьев с медленнорастущими деревьями. На основании этих обобщений и опытов автор пришел к оригинальному и, на наш взгляд, правильному выводу о ведущей роли интенсивности новообразования первичной меристемы корней в процессе роста растений. Меристема конуса нарастания корней интенсивно образуется только в достаточно рыхлом песке, поэтому устранение большого сопротивления слежавшихся песков росту корневой системы путем глубокого их рыхления и является по существу тем агротехническим приемом, который обеспечивает успешные приживаемость и рост сосновых культур на песках.

Если судить по ее названию, книга посвящена узко региональной проблеме, однако по существу она затрагивает обширный круг вопросов, общих если не для всех, то по крайней мере для многих арен в степных зонах Советского Союза. Таковыми являются, например, физиологическая сущность успешного роста сосновых культур, созданных по способу частичного глубокого рыхления почвы; характеристика биологических особенностей растений-пионеров; баланс дефляционно-аккумулятивного процесса; биогеоценотические связи между растительностью и фауной, обусловливающие характер почвообразования, медленное зарастание голых песков и формирование бугристого рельефа их и др. В связи с этим книга будет безусловно полезна для широкого круга специалистов — агролесомелиораторов и лесоводов, геоботаников и биогеоценологов, почвоведов и энтомологов.

Как и всякая большая работа, рецензируемая книга не лишена некоторых недостатков. В частности, мало уделено внимания характеристике изменений в формировании почвенного покрова; не разъяснено, какие почвы существовали на песках до антропогенных фаз их дефляции. Следовало бы более обстоятельно описать растительный покров до и после закрепления. Скупо говорится об эндемичных видах местной флоры.

А. Г. Гаель.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 23 VII 1969).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 019.941 : 581.9 (477.9)

Н. И. Рубцов и Л. А. Привалова

К ИТОГАМ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ ФЛОРЫ КРЫМА

N. I. RUBTZOV AND L. A. PRIVALOVA. ON THE RESULTS OF THE TAXONOMIC TREATMENT OF THE CRIMEAN FLORA

Флора Крыма давно вызывает к себе повышенный интерес и внимание ботаникогеографов, во-первых, ввиду ее весьма близкого родства с флорами Восточного Средиземноморья, а во-вторых, благодаря своему, в сущности, почти островному положению, что также придает видовому составу крымской флоры особый, своеобразный отпечаток.

Начало изучения флоры Крымского полуострова относится еще к концу XVIII в., когда Габлицль (1785) дал первый список растений этой территории, включавший 511 видов. Позднее Паллас (1795) увеличил этот список до 969 названий. Очень важным этапом в истории ботанических исследований Крыма явилась фундаментальная работа Маршалла Биберштейна «Flora taurico-caucasica» (1808—1819), в которой для Крымского полуострова указано уже 1280 видов. Данные М. Биберштейна были затем существенно дополнены основателем и первым директором Никитского ботанического сада Х. Х. Стевеном в его «Verzeichniss» (1857), являющемся по существу первым и наиболее полным для того времени конспектом крымской флоры.

Из многих других, более поздних исследователей, внесших крупный вклад в познание видового состава и ботаникогеографических связей флоры Крыма, следует указать на такие известные имена, как В. Н. Агеенко, И. В. Ваньков, С. А. Дзевановский, Н. М. Зеленецкий, В. И. Липский, В. П. Малеев, В. И. Талиев, Б. А. Федченко, не говоря уже о самом основателе издания «Флора Крыма» — Е. В. Вульфе, одном из крупнейших русских фитогеографов.

В 1969 г. вышел в свет последний выпуск «Флоры Крыма», содержащий обработку семейств от норичниковых до сложноцветных включительно. Первый выпуск этого издания (папоротникообразные — голосеменные) был опубликован еще в 1927 г. Таким образом, завершение начатого Е. В. Вульфом капитального труда затянулось более чем на 40 лет. Одной из главных причин такой весьма длительной затяжки была Великая Отечественная война 1941—1945 гг., во время которой даже сам гербарий крымской флоры, хранившийся в Никитском ботаническом саду, был похищен немецкими оккупантами и вывезен в Германию. Только после победы над немецкими фашистами эти ценнейшие коллекции удалось разыскать и возвратить на прежнее место их хранения. В послевоенные годы возникли значительные трудности с подбором специалистов для критической обработки отдельных таксономических групп крымской флоры, а кроме того, и трудности с изданием уже готовых итогов этой обработки.

Кроме ботаников Никитского сада, в составлении «Флоры Крыма» приняли большое участие многие флористы — Б. К. Шишкин, С. В. Юзепчук, А. И. Пояркова, А. Г. Борисова, Ю. Н. Прокудин, Н. Н. Цвелев и другие, а из зарубежных ученых — Р. Гёрц (R. Goerz), обработавший специально для этого издания род *Salix*. Всего в критической обработке видового состава флоры Крыма участвовало 28 специалистов по различным группам растений. Вполне естественно, что такое довольно большое число соавторов «Флоры Крыма» не могло, конечно, не сказаться на единообразии проведенных обработок. Главным образом это касается различных позиций, занимаемых соавторами в отношении понимания объема вида. Однако с этим обстоятельством пришлось, к сожалению, примириться. Отметим, кстати, что и большинство других «Флор» (включая и «Флору СССР»), обработанных коллективно, имеют этот же недостаток.

При жизни Е. В. Вульфа было опубликовано только три выпуска «Флоры Крыма», содержащих обработку папоротникообразных, голосеменных и лишь часть однодольных растений (без злаков). Все последующие выпуски готовились к печати уже после смерти Е. В. Вульфа (21 XII 1941), сначала под общим руководством и редакцией С. С. Станкова, а затем (с 1962 г.) Н. И. Рубцова, руководителя отдела флоры и растительности Никитского ботанического сада.

В основу расположения материала во «Флоре Крыма» была принята система А. Энглера (с некоторыми изменениями положения отдельных родов и видов, принятыми во «Флоре СССР»). Весь материал распределился по трем томам: т. I — папоротникообразные, голосеменные, однодольные (к этому тому имеются «Дополнения»), т. II — раздельнолепестные, т. III — спайнолепестные. Каждый том включает 3—4 выпуска, выходивших по мере критической обработки видов. Хотя это несколько осложнило нумерацию публикуемого издания, однако редакторы — преемники Е. В. Вульфа не сочли возможным изменить намеченный им план издания в целом. В результате размещение материала в опубликованных 11 выпусках «Флоры Крыма» дано следующим образом. Приводим библиографическую справку.

Том I, в. 1 — Папоротникообразные. Голосеменные. Л., 1927, 54 с. с карт. — Библ. с. 51—52. [Точной даты выхода в свет не указано].

Том I, в. 2 — Однодольные. *Monocotyledoneae.* [Рогозовые — Касатиковые]. Л., изд. Никитск. бот. сада, 1930, 126 с. — Библ. с. 76—77. [Точной даты выхода в свет не указано].

Том I, в. 3 — Однодольные. *Monocotyledoneae.* [Лилейные — Орхидные]. Л., изд. Никит. бот. сада, 1930, 126 с. — Библ. с. 125—126. [Точной даты выхода в свет не указано].

Том I, в. 4 — Злаки. Ю. Н. Прокудин. Под ред. С. С. Станкова. М., Сельхозгиз, 1951, 154 с., 2 л. портр. — Библ. с. 139—140. [Подписан к печати 26 IV 1951].

Дополнения к I тому «Флоры Крыма». Л. А. Привалова и Ю. Н. Прокудин. Под ред. С. С. Станкова и Н. И. Рубцова. Тр. Гос. Никит. бот. сада, т. 31, 1959, 127 с. — Библ. с. 126—127. [Подписан к печати 19 II 1959].

Том II, в. 1 — Двудольные. [Ивовые—Резедовые]. При участии Д. С. Аверкиева, Р. Гёрца, В. П. Малеева, С. С. Станкова и Б. К. Шишкина. М.—Л., Сельхозгиз, 1947, 330 с. — Библ. с. 329—330. [Подписан к печати 20 VIII 1947].

Том II, в. 2 — Двудольные. Толстянковые—Бобовые. Под ред. С. С. Станкова. М., Сельхозгиз, 1960, 312 с. — Библ. с. 276—277. [Подписан к печати 18 VII 1960].

Том II, в. 3 — Двудольные. Гераниевые—Зонтичные. Под ред. С. С. Станкова. М., «Советская наука», 1953, 218 с. — Библ. с. 216—217. [Подписан к печати 29 XII 1952].

Том III, в. 1 — Двудольные. Вересковые—Маслинные. Под ред. С. С. Станкова. М., Сельхозгиз, 1957, 86 с. [Подписан к печати 22 IV 1957].

Том III, в. 2 — Вьюнковые—Паслёновые. Под ред. Н. И. Рубцова и С. С. Станкова. М., Изд. «Колос», 1966, 256 с., 1 л. портр. — Библ. с. 252—254. [Подписан к печати 2 IV 1966].

Том III, в. 3 — Норичниковые—Сложноцветные. Под ред. Н. И. Рубцова и Л А. Приваловой. Ялта, изд. Никит. бот. сада, 1969, 393 с. — Библ. с. 358—359. [Подписан к печати 18 IV 1969].

Общий объем всего издания составляет более 200 авторских листов. В списках цитированной литературы, сопровождающих каждый выпуск, помещены все специальные работы, в которых тот или иной вид приводится для Крыма. Общий же список цитированной литературы (во всех 11 выпусках) содержит 654 наименования. Он является ценным библиографическим указателем литературных источников по флоре Крыма.

После этих кратких вступительных замечаний переходим к непосредственному обзору итогов таксономической обработки, опубликованных в 11 выпусках «Флоры Крыма».

Согласно данным этого издания, в Крыму установлено 2269 видов, объединяемых 701 родом и 105 семействами. Приводимые цифры включают не только дикорастущие крымские виды, но также и одичавшие из культуры; культурные растения во «Флоре Крыма», как правило, не приводились. В число 105 семейств входят 4 семейства, представленных только видами одичавшими (*Portulacaceae*, *Lauraceae*, *Oxalidaceae*, *Simarubaceae*); из 701 рода 39 родов также содержат только одичавшие или даже культурные растения. Среди 2269 видов приведено 69 одичавших из культуры и 12 культурных. Таким образом, «Флора Крыма» включает 2188 дикорастущих видов. Для сравнительно небольшой площади Крымского полуострова (26 тыс. кв. км) это весьма значительная цифра. Особенно высокой видовой насыщенностью характеризуется горный Крым, где на площади примерно в 7 тыс. кв. км сосредоточено около 2100 видов.

Некоторое представление о флористическом богатстве Крыма можно составить из сопоставлений с другими, более или менее аналогичными по природными условиям и размерам территориями. Так, например, гораздо большая по площади, чем Крым, Молдавия (33.8 тыс. кв. км) [1] имеет 1605 видов (Гейдеман, 1954). О. Крит на площади около 8.4 тыс. кв. км содержит в своей флоре 1824 вида (Rechinger, 1943, 1949), а Корсика, площадью 8.7 тыс. кв. км, согласно данным Брике (Briquet, 1910, 1913, 1936) и некоторых других авторов, имеет около 1900 видов. Сопоставление субаридной крымской флоры с влажно-субтропическими, гумидными флорами дает следующие результаты. Абхазия (8.7 тыс кв. км), по площади в 3 раза меньшая, чем Крым, содержит более 2000 видов (Колаковский, 1938—1949), а в совсем маленькой Аджарии (2.9 тыс. кв. км) насчитывается, по данным А. А. Дмитриевой (1960), свыше 1600 видов.

[1] Данные о площадях приводятся по Большой Советской Энциклопедии (2-е изд.).

Критическая обработка материала для «Флоры Крыма» предусматривала прежде всего тщательную ревизию всех ранее приводившихся для Крыма видов. В результате такой ревизии наряду с видами, вновь приводимыми для изучаемой территории, очень много видов было исключено из состава крымской флоры. Таких исключенных видов, ошибочно указывавшихся для Крыма в различных литературных источниках, оказалось 528. Все они помещены в соответствующих выпусках в разделах «Non satis notae et delendae», где даны краткие пояснения, мотивирующие их исключение.

Наиболее богатыми по числу видов (50 и более) являются следующие 14 семейств: *Compositae* — 273 вида, *Leguminosae* — 217, *Gramineae* — 181, *Cruciferae* — 132, *Rosaceae* — 129, *Labiatae* — 118, *Umbelliferae* — 97, *Scrophulariaceae* — 87, *Caryophyllaceae* — 83, *Liliaceae* — 75, *Cyperaceae* — 56, *Boraginaceae* — 55, *Ranunculaceae* — 53, *Chenopodiaceae* — 50 видов. Перечисленные наиболее крупные семейства, вместе взятые, содержат 1606 видов, т. е. свыше 70% крымской флоры (перечень всех семейств, принятых во «Флоре Крыма», дается ниже).

Наибольшее число видов (10 и более) содержат роды: *Hieracium* — 49 видов, *Carex* — 36, *Astragalus* — 33, *Centaurea* — 32, *Veronica* — 31, *Potentilla* — 31, *Trifolium* — 28, *Vicia* — 28, *Euphorbia* — 28, *Rubus* — 25, *Orobanche* — 22, *Alchemilla* — 21, *Polygonum* — 19, *Ranunculus* — 19, *Medicago* — 19, *Allium* — 19, *Geranium* — 17, *Linum* — 16, *Viola* — 16, *Salvia* — 15, *Asperula* — 15, *Valerianella* — 15, *Anthemis* — 15, *Orchis* — 14, *Alyssum* — 14, *Lathyrus* — 14, *Galium* — 14, *Artemisia* — 14, *Verbascum* — 13, *Juncus* — 12, *Gagea* — 12, *Elytrigia* — 12, *Silene* — 12, *Dianthus* — 12, *Crataegus* — 12, *Rosa* — 12, *Bupleurum* — 12, *Thymus* — 12, *Rumex* — 11, *Chenopodium* — 11, *Cerastium* — 11, *Lepidium* — 11, *Stachys* — 11, *Poa* — 10, *Trigonella* — 10, *Solanum* — 10 видов. Разумеется, при подобных подсчетах следует иметь в виду неоднородность обработок отдельных семейств и родов, что проявляется в различном толковании авторами объема вида. Иногда большое количество видов в пределах родов можно отнести за счет излишнего их дробления. Известно, например, что сильному дроблению были подвергнуты *Hieracium*, *Rubus*, *Alchemilla*, *Asperula*, *Thymus*.

Эндемизм. Несмотря на почти островное положение Крыма, эндемизм его флоры оказывается сравнительно небольшим. Подсчет соответствующих данных «Флоры Крыма» показывает, что здесь зафиксировано 187 эндемичных видов, а это составляет всего лишь около 8% от общего видового состава растений Крыма. В обзоре крымского эндемизма, опубликованном Н. И. Рубцовым (1959),[1] приведено 198 эндемов. Такая несколько бóльшая цифра объясняется тем, что в названном обзоре были приведены данные, не учтенные «Флорой Крыма». Вообще следует иметь в виду, что количество эндемов, фиксируемых для какой-либо территории, величина далеко не постоянная. Она зависит не только от различного понимания объема вида, но и от степени флористической изученности соседних, смежных, а иногда и довольно отдаленных областей. Так, до самого недавнего времени *Himantoglossum carpinum* (M. B.) Spreng. во всех флористических сводках (включая и «Флору СССР») приводился в качестве эндема Крыма. Однако недавно было установлено, что это замечательное, очень эффектное орхидное растет также и на Черноморском побережье Кавказа (Ашрафян, 1960; Котов и Протопопова, 1960). Подобных примеров, конечно можно было бы привести немало.

Укажем теперь, по каким систематическим группам и в каком количестве распределяются эндемы Крыма. Наибольшее их количество отмечено в сем. *Rosaceae* — 46 видов. Из этого числа 19 видов приходится на род *Alchemilla* и 19 — на род *Rubus*. Все это виды, установленные С. В. Юзепчуком. Остальные эндемы в этом семействе распределяются следующим образом: *Potentilla* — 4, *Crataegus* — 3, *Cotoneaster* — 1. В сем. *Compositae* насчитывается 39 эндемов, а именно: *Centaurea* — 11, *Anthemis* — 8, *Hieracium* — 7, *Cirsium* — 4, *Lagoseris* — 3, *Tanacetum* — 1, *Senecio* — 1, *Matricaria* — 1, *Artemisia* — 1, *Jurinea* — 1, *Taraxacum* — 1. В сем. *Labiatae* 17 эндемов, из них к роду *Thymus* относится 7, *Scutellaria* — 3, *Sideritis* — 2, *Salvia* — 2, *Micromeria* — 1, *Lamium* — 1, *Satureja* — 1. Сем. *Leguminosae* имеет также 17 эндемов, распределяющихся по следующим родам: *Astragalus* — 7, *Genista* — 2, *Anthyllis* — 2, *Onobrychis* — 2, *Vicia* — 1, *Medicago* — 1, *Tragacantha* — 1, *Orobus* — 1. Остальные эндемы распределяются между следующими семействами и родами: *Umbelliferae* (10)[2]: *Heracleum* — 2, *Pimpinella* — 2, *Seseli* — 2, *Scandix* — 1, *Trinia* — 1, *Rumia* — 1, *Ferulago* — 1; *Liliaceae* (9): *Eremurus* — 2, *Tulipa* — 2, *Gagea* — 1, *Allium* — 1, *Bellevalia* — 1, *Leopoldia* — 1, *Asparagus* — 1; *Gramineae* (7): *Elytrigia* — 3, *Stipa* — 1, *Helictotrichon* — 1, *Melica* — 1, *Agropyron* — 1 (?); *Caryophyllaceae* (7): *Minuartia* — 3, *Cerastium* — 2, *Silene* — 1, *Dianthus* — 1; *Scrophulariaceae* (6): *Scrophularia* — 2, *Veronica* — 2, *Linaria* — 1, *Euphrasia* — 1; *Rubiaceae* (5): *Asperula* — 5; *Cruciferae* (4): *Lepidium* — 1, *Sobolevskia* — 1, *Sisymbrium* — 1, *Alyssum* — 1; *Asclepiadaceae* (2): *Antitoxicum* — 2; *Euphorbiaceae* (2): *Euphorbia* — 2; *Dipsacaceae* (2): *Cephalaria* — 1, *Scabiosa* — 1; *Convolvulaceae* (2): *Convolvulus* — 2; *Campanulaceae* (2): *Campanula* — 2; *Ranunculaceae* (1): *Ranunculus* — 1; *Linaceae* (1): *Linum* — 1; *Pinaceae* (1): *Pinus* — 1; *Amaryllidaceae* (1): *Galanthus* — 1; *Orchidaceae* (1): *Himantoglossum* — 1; *Saxifragaceae* (1): *Saxifraga* — 1; *Aceraceae* (1): *Acer* — 1; *Apocynaceae* (1): *Trachomitum* — 1; *Solanaceae* (1): *Solanum* — 1; *Orobanchaceae* (1): *Phelypaea* — 1.

---

[1] В указанной работе 1959 г. даны более подробные сведения о характере крымского эндемизма.

[2] В скобках указано общее для флоры Крыма число эндемичных видов в семействе.

Общий список семейств, принятых во «Флоре Крыма», с указанием числа содержащихся в них родов и видов

	Число родов	Число видов	Из них эндемичных видов		Число родов	Число видов	Из них эндемичных видов
Polypodiaceae	15	23	—	*Zygophyllaceae*	5	5	—
Ophioglossaceae	2	2	—	*Rutaceae*	3	4	—
Equisetaceae	1	5	—	*Simaroubaceae*	1	1	—
Taxaceae	1	1	—	*Polygalaceae*	1	5	—
Pinaceae	1	3	1	*Euphorbiaceae*	4	33	2
Cupressaceae	1	5	—	*Callitrichaceae*	1	3	—
Ephedraceae	1	1	—	*Anacardiaceae*	3	3	—
Typhaceae	1	2	—	*Celastraceae*	1	3	—
Sparganiaceae	1	2	—	*Aceraceae*	1	2	1
Potamogetonaceae	3	12	—	*Rhamnaceae*	3	4	—
Zosteraceae	1	2	—	*Vitaceae*	1	1	—
Juncaginaceae	1	2	—	*Tiliaceae*	1	3	—
Alismataceae	1	1	—	*Malvaceae*	5	13	—
Butomaceae	1	1	—	*Guttiferae*	1	9	—
Cyperaceae	13	56	—	*Frankeniaceae*	1	3	—
Araceae	1	2	—	*Tamaricaceae*	2	4	—
Lemnaceae	1	2	—	*Cistaceae*	3	10	—
Juncaceae	2	15	—	*Violaceae*	1	16	—
Amaryllidaceae	3	3	1	*Thymelaeaceae*	2	2	—
Dioscoreaceae	1	1	—	*Lythraceae*	1	4	—
Iridaceae	3	11	—	*Onagraceae*	4	11	—
Liliaceae	17	75	9	*Halorrhagidaceae*	2	3	—
Orchidaceae	20	39	1	*Araliaceae*	1	1	—
Gramineae	73	181	7	*Umbelliferae*	51	97	10
Salicaceae	2	10	—	*Cornaceae*	2	2	—
Betulaceae	4	5	—	*Ericaceae*	1	1	—
Fagaceae	2	5	—	*Pyrolaceae*	4	7	—
Ulmaceae	2	9	—	*Monotropaceae*	1	1	—
Moraceae	4	5	—	*Primulaceae*	8	15	—
Urticaceae	2	6	—	*Gentianaceae*	3	7	—
Santalaceae	1	2	—	*Apocynaceae*	2	5	1
Loranthaceae	2	2	—	*Plumbaginaceae*	2	9	—
Aristolochiaceae	1	1	—	*Asclepiadaceae*	2	7	2
Polygonaceae	3	31	—	*Oleaceae*	5	7	—
Chenopodiaceae	19	50	—	*Convolvulaceae*	2	11	2
Amaranthaceae	1	7	—	*Cuscutaceae*	1	8	—
Portulacaceae	1	1	—	*Boraginaceae*	20	55	—
Cynocrambaceae	1	1	—	*Verbenaceae*	2	3	—
Caryophyllaceae	27	83	7	*Labiatae*	34	118	17
Ceratophyllaceae	1	2	—	*Solanaceae*	7	17	1
Ranunculaceae	16	53	1	*Scrophulariaceae*	18	87	6
Berberidaceae	1	2	—	*Orobanchaceae*	2	24	1
Lauraceae	1	1	—	*Globulariaceae*	1	1	—
Papaveraceae	7	18	—	*Plantaginaceae*	1	9	—
Cruciferae	51	132	4	*Rubiaceae*	5	34	5
Capparidaceae	2	2	—	*Caprifoliaceae*	3	5	—
Resedaceae	1	2	—	*Valerianaceae*	3	19	—
Crassulaceae	3	11	—	*Dipsacaceae*	5	16	2
Saxifragaceae	1	2	1	*Cucurbitaceae*	2	2	—
Rosaceae	23	129	46	*Campanulaceae*	4	12	2
Leguminosae	44	217	17	*Compositae*	70	273	39
Geraniaceae	2	21	—				
Oxalidaceae	1	1	—				
Linaceae	1	16	1	Всего семейств — 105	701	2269	187

Таким образом, эндемичные виды отмечены всего лишь в 26 из 105 семейств, представленных во флоре Крыма. Н. И. Рубцов в вышеназванном обзоре подчеркивает факт отсутствия эндемов в таких хорошо представленных в Крыму семействах, как *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae* и других. Он указывает также, что подавляющее большинство эндемов Крыма относится к экологической группе средиземноморских гемиксерофитов в понимании В. П. Малеева (1940). Типичных мезофилов среди крымских видов очень мало, что, по-видимому, объясняется общим ярко выраженным гемиксерофильным обликом флоры Крыма. Весьма показательно, что около 80% общего числа эндемичных видов приходится на горный Крым с прилегающими к нему с севера территориями. В целом эндемизм флоры Крыма молодой, прогрессивный, представленный главным образом молодыми, а потому морфо-

логически еще слабо очерченными викарными расами. К числу более древних, реликтовых эндемов относится лишь около 20 видов. Эндемов родового ранга нет. Отметим, что факт такого слабо выраженного эндемизма никак не согласуется с некоторыми последними геологическими воззрениями, утверждающими длительное (с миоцена) островное существование Крыма и отрицающими гипотезу Понтиды (см., например, Муратов, 1955, 1960). На это явное несоответствие биогеографических[1] и геологических данных было уже указано в нашей специальной статье о Понтиде (Рубцов, 1960).

В заключение нашего краткого обзора таксономических итогов по данным «Флоры Крыма» хотелось бы отметить, что продолжение изучения видового (и внутривидового) состава флоры Крыма все еще продолжает оставаться одной из важнейших задач крымских флористов. То, что уже сделано в этом отношении, является лишь первым этапом, рабочей основой для дальнейших, более углубленных исследований вида и внутривидовых категорий, что, по-видимому, потребует применения цитологических, биохимических и математических методов.

Следует иметь в виду, что даже и простая инвентаризация флоры Крыма все еще не может считаться полностью законченной. На это указывают факты открытия в Крыму все новых и новых компонентов его флоры. Так, лишь за самое последнее время здесь сделаны, например, такие замечательные флористические находки, как *Daphne altaica* Pall., *Monerma cylindrica* (Willd.) Coss. et Durieu, *Asplenium obovatum* Viv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Calophaca wolgarica* (L. f.) Fisch., *Crataegus pojarkoviae* Kossych и другие. Общее число сравнительно недавно открытых, новых для Крыма видов, по нашим предварительным подсчетам, достигает 23. В связи с этим возникает прямая необходимость подготовки к изданию соответствующих «Дополнений» к «Флоре Крыма», а может быть даже нового, дополнительного, исправленного издания этой «Флоры». В настоящее время коллективом авторов под общей редакцией Н. И. Рубцова подготовлен к печати иллюстрированный «Определитель высших растений Крыма», который в какой-то мере сможет заменить сильно растянутую по срокам издания и теперь уже труднодоступную «Флору Крыма».

На очереди стоит также подготовка возможно более полной монографии по эколого-географическому анализу флоры Крымского полуострова. Эта задача была предусмотрена еще Е. В. Вульфом в его предисловии к первому выпуску «Флоры Крыма». В настоящее время нами подготовлены и опубликованы пока только отдельные небольшие фрагменты к этой большой и крайне необходимой работе (см. Рубцов, 1959, 1960, 1962; Рубцов и Привалова, 1961, 1964; Рубцов, Привалова, Крюкова, 1961; Крюкова, 1961). Теперь, когда критическая ревизия таксономического состава крымской флоры в основном уже закончена, подробный эколого-географический анализ этой флоры будет иметь под собой достаточно хорошую основу.

ЛИТЕРАТУРА

Ашрафян А. Р. (1960). О распространении некоторых редких в районе Новороссийска видов растений. Тр. Ростовск. отд. Всесоюзн. бот. общ., 1. — (М. Биберштейн) M. Bieberstein. (1808—1819). Flora taurico-caucasica. — Габлицль. (1785). Физическое описание Таврической области. — Гейдеман Т. С. (1954). Определитель растений Молдавской ССР. — Дмитриева А. А. (1960). Определитель флоры Аджарии. — Колаковский А. А. (1938—1949). Флора Абхазии. I—IV. — Котов М. И. и В. В. Протопопова. (1960). Знахідка кримськоі орхідеі — ремнепелюстника козлиного *Himantoglossum carpinum* (M. B.) Spreng. на Кавказе. Укр. бот. журн., 2. — Крюкова И. В. (1961). Материалы по эколого-географической характеристике видов семейства бобовых, дикорастущих в Крыму. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 35. — Малеев В. П. (1940). Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3., Геоботаника, 4. — Муратов М. В. (1955). История тектонического развития глубоководной впадины Черного моря и ее возможное происхождение. Бюлл. МОИП, отд. геолог., XXX, 5. — Муратов М. В. (1960). Геологическое прошлое Крыма и Черного моря. Природа, 6. — (Паллас П.) Pallas P. (1795). Catalogue des éspèces des végétaux spontanés observés en Tauride. — Рубцов Н. И. (1959). Краткий обзор эндемов флоры Крыма. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 29. — Рубцов Н. И. (1960). Понтида. Природа, 8. — Рубцов Н. И. (1962). Географический анализ флоры Крыма и его значение для интродукции. Юбилейная сессия, посвящ. 150-летию Гос. Никитск. бот. сада, тезисы докладов и сообщений. — Рубцов Н. И. и Л. А. Привалова. (1961). Опыт сопоставления флор горного Крыма и Западного Закавказья. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 35. — Рубцов Н. И., Л. А. Привалова. (1964). Флора Крыма и ее географические связи. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 37. — Рубцов Н. И., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1961). Краткий био-экологический анализ флоры Крыма. Бот. журн., 46, 8. — (Стевен Х. Х.) Steven Ch. (1857). Verzeichniss der auf taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. — Флора Крыма. (1927—1969). Тт. I—III. — Briquet J. Prodrome de la flore Corse. T. I (1910), т. II, 1 (1913), т. II, 2 (1936). — Rechinger K. H. fil. (1943). Flora Aegaea. Flora der Inseln und Halbinseln des Ägäischen Meeres. — Rechinger K. H. fil. (1949). Florae Aegaeae, Supplementum. Phyton Annales rei Botanicae, I, 2—4.

Никитский ботанический сад,
г. Ялта.

(Получено 22 VIII 1969).

[1] Зоогеографические факты по эндемизму флоры Крыма оказались очень сходными с фитогеографическими.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 581.526.33/.35

ПАМЯТИ ПАНТЕЛЕЙМОНА ДМИТРИЕВИЧА ВАРЛЫГИНА (9 II 1892—11 VIII 1968)

N. I. PJYAVCHENKO. TO THE MEMORY OF PANTELEYMON DMITRIYEVICH VARLYGHIN (9 II 1892—11 III 1968)

11 августа 1968 г. на 77-м году жизни после продолжительной тяжелой болезни скончался Пантелеймон Дмитриевич Варлыгин — известный ученый в области болото- и торфоведения, ученик и соратник В. С. Доктуровского.

Родился П. Д. Варлыгин 9 февраля 1892 г. в с. Озеры Московской губ. По окончании естественного отделения Московского университета он работал сначала на Шатиловской с.-х. опытной станции, а затем, в 1919 г., участвовал в почвенно-ботанических исследованиях, проводившихся в Курской губ. под руководством В. В. Алехина. Дальнейшая научная деятельность П. Д. Варлыгина до Великой Отечественной войны протекала в Центральной торфяной опытной станции и во Всесоюзном институте торфа, где ему была присуждена без защиты диссертации ученая степень кандидата сельскохозяйственных наук. В названных учреждениях он не только вел большую научно-исследовательскую работу, но и руководил коллективом молодых научных работников сектора изучения торфяной залежи. Одновременно П. Д. занимался и педагогической деятельностью в Московском торфяном техникуме, на торфяном факультете Московского института землеустройства, в котором он заведовал кафедрой болотоведения, и позднее — в Смоленском сельскохозяйственном институте.

За время своей научной деятельности П. Д. Варлыгин опубликовал ряд работ, посвященных вопросам торфоведения, изучению болотной растительности, процессов болотообразования, классификации болот и торфа и др. Еще в 1922 г. он впервые подразделил европейскую часть СССР на физико-географические зоны, различающиеся по степени заболоченности. Но основные научные интересы П. Д. были связаны с изучением торфяных залежей и разработкой методов определения природных свойств торфа, особенно степени разложения. Еще в 1924 г. он предложил оригинальный метод определения степени разложения торфа под микроскопом, который быстро вошел в практику торфоразведки и до последнего времени оставался основным методом оценки этого важного свойства торфяного сырья. В последующие годы наряду с дальнейшим совершенствованием методики определения степени разложения торфа под микроскопом П. Д. Варлыгин ввел в практику оценки торфяного сырья анализ на естественную влажность; разработал полевой метод качественной оценки окислительно-восстановительных показателей торфяной залежи; выяснил связь теплотворной способности торфа и процентного содержания в нем азота, кальция, фосфора и железа с ботаническим составом, гумификацией и зольностью торфа; установил особенности распределения зольных элементов по профилю торфяной залежи в условиях питания почвенно-грунтовыми водами.

В период Великой Отечественной войны П. Д. Варлыгин работал по оборонной тематике в учреждениях г. Москвы. По окончании войны он продолжал научные исследования на Центральной торфяной опытной станции в направлении дальнейшего совершенствования методов оценки торфяных залежей и видов торфа как сырья для сельскохозяйственного использования. Совместно с Ц. И. Минкиной П. Д. разработал классификацию торфов, содержащих различные минеральные примеси, провел углубленные исследования по унификации микроскопического метода определения степени разложения торфа, по изготовлению наборов эталонных образцов торфа-сырца для научных, учебных и практических целей. Этот период деятельности П. Д. Варлыгина отмечается рядом статей и брошюр, имеющих не только теоретическое, но и большое прикладное значение.

В 1950—1953 гг. П. Д. Варлыгин работал старшим научным сотрудником по лесному почвоведению на Деркульской лесной опытной станции Института леса АН СССР (в Луганской обл.), а в 1953—1955 гг. — доцентом кафедры ботаники Смоленского сельскохозяйственного института.

Наряду с научными исследованиями П. Д. Варлыгин вел большую общественную работу, будучи в течение многих лет ученым секретарем, заместителем председателя и членом президиума болотной комиссии Всесоюзного общества почвоведов. Он всегда активно участвовал в работе съездов, конференций, а также комиссий по болотной терминологии, классификации торфов и торфяных залежей.

Правительство Советского Союза высоко оценило научные заслуги П. Д. Варлыгина, наградив его орденом Ленина и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне».

Разносторонность знаний, высокая принципиальность в науке, простота и сердечность в обращении с людьми, скромность в быту снискали Пантелеймону Дмитриевичу любовь и уважение его товарищей, учеников, а равно и всех хорошо знавших его людей. Все они долго будут помнить П. Д. Варлыгина — скромного ученого-труженика, внесшего большой вклад в развитие отечественного болотоведения и воспитавшего многих специалистов болото- и торфоведения, успешно работающих ныне в научных и производственных учреждениях нашей страны.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. Д. ВАРЛЫГИНА[1]

1933

Инструкция по полевому определению свободной влаги, воздухоносности и аэрации торфа-сырца на болоте. Тр. Всесоюзн. инст. торфа, № 5 : 83—92.

О теплотворности среднерусских торфов в связи с ролью зольности и спелости. Тр. Всесоюзн. инст. торфа, № 3 : 98—107.

1934

Об учете степени гумификации торфа микроскопическими и другими методами. Торф. дело, № 10 : 11—21 (Совместно с П. Д. Юмберг и М. Беркуть).

1936

Опыт изучения проветривания торфа-сырца способом реакций на железо в полевых условиях. Почвоведение, № 2 : 246—257.

1939

Определение степени разложения торфа. В кн.: Методы исследования торфяных болот, ч. 1 (Тр. Центр. торф. опытн. станции, т. 5), М. : 115—138. (Совместно с Ц. И. Минкиной).

Приближенное определение теплотворности торфа по данным геоботанического анализа. В кн.: Методы исследования торфяных болот, ч. 2. Лабораторные и камеральные работы. М. : 179—185.

Определение свободной влаги, воздухоносности и аэрации торфа-сырца в полевых условиях. В кн.: Методы исследования торфяных болот, ч. 1 (Тр. Центр. торф. опытн. станции, т. 5), М. : 65—76.

1943

О механическом составе торфа и степени разложения. Торф. промышленность, № 3 : 17—18.

1944

Унифицированные правила определения степени разложения торфа микроскопическим методом. Торф. промышленность, № 5 : 16. (Совместно с Ц. И. Минкиной).

1953

Водный режим почв под лесами и полезащитными насаждениями в степи. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 12 : 60—129. (Совместно с С. В. Зонном и В. Н. Миной).

1957

Об улучшении лабораторного анализа степени разложения торфа. Торф. промышленность, № 1 : 24—26.

Н. И. Пьявченко.

Карельский филиал
Академии наук СССР,
г. Петрозаводск.

(Получено 30 IX 1968).

---

[1] Список работ, опубликованных ранее 1933 г., дан в словаре «Русские ботаники», т. II : 43—45.

УДК 92 : 581.524.44 : 631.52

ПАМЯТИ ПАВЛА МИХАЙЛОВИЧА МЕДВЕДЕВА (5 VII 1900—1 VI 1968)

P. D. BUKHARIN. TO THE MEMORY OF PAVEL MICHAILOVICH MEDVEDEV (5 VII 1900—1 VI 1968)

1 июня 1968 г. в Пятигорске скоропостижно скончался исследователь природы Крайнего Севера, старший научный сотрудник Полярно-Альпийского ботанического сада Кольского филиала АН СССР, кандидат биологических наук Павел Михайлович Медведев.

П. М. родился 22 июня (5 июля) 1900 г. в с. Деледино Молоковского района Калининской области (бывш. Тверской губ.) в семье крестьянина-бедняка. В 1919 г. он окончил педагогический техникум и работал учителем. В 1930 г. П. М. заканчивает Ленинградский сельскохозяйственный институт. Ботаникой стал интересоваться еще до вуза, гербаризировал и определял растения. Учась в сельскохозяйственном институте, некоторое время работал при кафедре систематики растений, руководимой Н. А. Бушем, у О. В. Троицкой.

П. М. участвовал во многих экспедиционных исследованиях: в степях Казахстана (1930—1932 гг.), в пустынях Туркмении (1934 г.), в высокогорьях Дагестана (1935 г.), в лесах и тундрах Дальнего Востока (северная часть Охотского побережья — 1938—1940 гг., басс. Буреи — 1941 г.), в лесах и тундрах Кольского полуострова (1945—1951 гг.). Участвовал в Североазиатской интродукционной экспедиции Кольской базы АН СССР — был в районе Игарки, Туруханска, на южном Сихотэ-Алине и на Южном Сахалине (1946 г.).

Основной целью экспедиций (кроме Североазиатской), в которых П. М. принимал участие, являлось геоботаническое обследование территорий и составление геоботанических карт для их сельскохозяйственного освоения: для вновь создаваемых совхозов (Казахстан), для оседающих в колхозах туркмен (Туркменская ССР), для изучения кормовых ресурсов отгонного животноводства (Дагестанская ССР) или для первоначального землеустройства оседающих кочевников-орочей (Северо-Эвенкийский район Хабаровского края).

Большое влияние на П. М. оказали Р. И. Аболин, А. Г. Гаель, В. Н. Васильев, под чьим непосредственным руководством он работал.

С 1945 г. П. М. — младший научный сотрудник Кольской научно-исследовательской базы АН СССР (ныне Кольский филиал АН СССР), затем он перешел в Полярно-Альпийский ботанический сад, где и работал до конца жизни. В первые годы П. М. участвовал здесь в экспедициях, проводя геоботанические обследования разных частей полуострова с целью их сельскохозяйственного освоения.

Летом 1947 г. Павел Михайлович провел геоботаническую съемку территории Полярно-Альпийского ботанического сада-заповедника и изучал его естественный растительный покров. На полученном материале им была оформлена кандидатская диссертация «Важнейшие экологические условия и растительность в центральной части Хибин». Основная мысль ее в том, что гидротермический режим среды является решающим фактором, обусловливающим поясность растительности, формирование ее в разнообразные группировки и формообразование растений. Делается вывод о наличии в Хибинских горах пояса экологического оптимума, представленного отдельными группами высокотравья. Отмечается, что для успешного роста растений на Кольском полуострове необходимо достаточное количество осадков в летний период (со второй половины июня до второй половины августа) и доказывается, что в это время здесь наблюдается явление периодической засухи. Это положение имеет значительный теоретический интерес и весьма важно в практическом отношении, оно опровергает существующие представления о постоянном переувлажнении тундровых почв.

В январе 1956 г. П. М. защитил диссертацию в БИНе АН СССР (Ленинграде) и ему была присуждена степень кандидата биологических наук. В 1964 г. она была опубликована как монография «Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях».

П. М. стремился раскрыть причины неустойчивого равновесия границы между лесом и тундрой. Он отмечал, что безлесие тундры связано не только с наличием вечной мерзлоты, но и с долго задерживающейся в весеннее время сезонной мерзлотой, что характерно для Охотской и особенно для Кольской тундровых провинций.

В 1951 г. по заданию областных организаций П. М. Медведев провел исследование по закреплению сыпучих песков у пос. Кузомень Терского района Мурманской области и превращения громадного их массива (свыше 1500 га) в удовлетворительные сенокосы. В 1964 г. он опубликовал статью «Кузоменьские подвижные пески и мероприятия по их закреплению», напечатанную в «Известиях Всесоюзного географического общества».

В течение нескольких лет, начиная с 1952 г., П. М. работал по теме «Методы улучшения и создания лугов и пастбищ в Мурманской области». Испытание отдельных видов и сортов кормовых трав и травосмесей проводилось им непосредственно в хозяйствах области (колхоз «Ена», совхоз «Индустрия», совхоз «Мурманск»). Одновременно испытывалось свыше 700 образцов злаковых и бобовых (преимущественно многолетних трав) на коллекционном питомнике экспериментального участка филиала АН в Апатитах. Испытания показали полную возможность создания сенокосов и пастбищ в Мурманской области как на болотных, так и на минеральных почвах при условии

соблюдения обычных требований агротехники. Особенно большое внимание П. М. уделял изучению бобовых растений, считая, что для решения кормовой проблемы в области они должны иметь преимущественное значение.

Большое внимание П. М. уделял вопросам семеноводства. Он установил, что дикорастущие в Мурманской области многолетники, перспективные для создания пастбищ (тимофеевка альпийская, астрагал субарктический, остролодочник грязноватый) ежегодно дают зрелые семена и их легко размножить.

Важное значение П. М. придавал введению таких новых видов растений, как борщевики (Сосновского, пастернаковидный и др.) и гречихи Вейриха. При непосредственном его участии были заложены плантации этих растений в ряде колхозов и совхозов области.

Последняя работа П. М. была посвящена проблеме закрепления пылящих нефелиновых песков-отбросов обогатительной фабрики комбината «Апатит» вблизи Кировска и превращению их в сенокосные угодья. Опытные работы дали весьма положительные результаты, показав возможность закрепления растительностью этих песков. В 1964—1967 гг., по инициативе П. М. и под его руководством проводились опытные, а потом и массовые посевы трав. Испытав большое число одно-, двух- и многолетних видов растений и имея опыт закрепления песков на юге полуострова (Кузоменьские пески), он нашел пути и методы для закрепления пылящих нефелиновых песков растительностью, чем навсегда увековечил свою память среди кировчан. К сожалению, эта работа осталась не оформлена для печати из-за внезапной его кончины.

П. М. отличался завидной работоспособностью. Он трудился на том рубеже науки, где работа сразу же приносила осязаемый эффект. Это относится и к первым годам его научной деятельности, когда он исследовал земельные площади для оседающих кочевников, и в более поздний период, когда изучалась возможность создания искусственных сенокосов и пастбищ и закрепления нефелиновых песков.

П. М. был страстным натуралистом, часто выступал с лекциями и статьями в газетах и журналах, руководил областным и районным отделениями Общества охраны природы.

В нашей памяти П. М. остается таким, каким мы его знали — энергичным, жизнерадостным, скромным, глубоко преданным науке.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ П. М. МЕДВЕДЕВА

1948

О пределе леса на Северо-восточном побережье Охотского моря. Бот. журн., 28, 2 : 53—59.

1952

О пределе леса и причинах безлесия тундр Азии. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 84, 3 : 229—237.

1955

Важнейшие экологические условия и растительность в центральной части Хибин. Автореф. диссерт. на соиск. учен. степ. канд. биолог. наук, Л., БИН АН СССР : 1—17.

1959

Зима в Хибинских горах. Природа, 2 : 125—126.

1960

В Хибинских горах (Весна). Природа, 5 : 125—126.

Гололед на деревьях. Природа, 11 : 125—126.

Испытание в Мурманской области однолетних и многолетних кормовых трав из разных районов СССР. Бюлл. ГБС АН СССР, 36 : 37—42.

1961

В Хибинских горах (Лето). Природа, 8 : 125.

О вынужденном покое у растений Хибин. Бот. журн., 46, 1 : 61—69.

1962

Влияние гиббереллина на многолетние травянистые дикорастущие растения Мурманской области. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл. М.—Л., Изд. АН СССР : 202—204.

Выращивание бобов в Заполярье. Мурманск. Кн. изд. : 1—20.

Кормовые травы для минеральных почв Мурманской обл. В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл. М.—Л. Изд. АН СССР : 5—16. (Совместно с П. Д. Бухариным).

О причинах инверсий горно-долинной растительности (на примере долины оз. Малый Вудъявр в Хибинских горах). В кн.: Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской обл. М.—Л., Изд. АН СССР : 16—23.

1963

Некоторые итоги исследования и перспективы Ковдорского гидрофлогопита в растениеводстве по результатам работ Полярно-Альпийского ботанического сада. В кн.: Материалы совещания по проблемам вермикулита. Апатиты. КФАН СССР им. С. М. Кирова : 239—248. (Совместно с В. И. Левиной и Н. М. Александровой).

Подбор кормовых растений для Мурманской области. Бюлл. ГБС, 51 : 23—31. (Совместно с П. Д. Бухариным).

1964

Кузоменьские подвижные пески и мероприятия по их закреплению. Изв. Всес. геогр. общ., 96, 1 : 30—38.

Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М.—Л., изд. «Наука» : 1—103.

1965

Биологические особенности и химический состав копеечника альпийского. В кн.: Третий симпозиум по новым силосным растениям. Сыктывкар, 9—13 авг. 1965 г. Материалы научных совещаний. Сыктывкар Коми АССР. Кн. изд. (АН СССР, Инст. биологии Коми филиала) : 21—23. (Совместно с П. Д. Бухариным).

Введение в культуру дикорастущих бобовых кормовых растений Мурманской области. Бюлл. ГБС, 58 : 3—9. (Совместно с П. Д. Бухариным).

Копеечник альпийский — новое перспективное для Мурманской области кормовое и декоративное растение. В кн.: Новые кормово-силосные растения. Материалы 2-го Всесоюзн. совещания-семинара по новым силосным растениям, 8—11 июня 1964 г. Минск : 149—152. (Совместно с П. Д. Бухариным).

Наиболее урожайные по зеленой массе и зерну сорта кормовых бобов и гороха в условиях Мурманской области. В кн.: Новые кормово-силосные растения. Материалы 2-го Всесоюзн. совещания-семинара по новым силосным растениям, 8—11 июня 1964 г. Минск : 144—149.

Путеводитель. «Полярно-Альпийский ботанический сад». М.—Л. изд. «Наука» (Кольский филиал им. С. М. Кирова АН СССР) : 1—59. (Совместно с Н. А. Аврориным, Н. М. Александровой, Б. Н. Головкиным, Л. И. Качуриной, Т. А. Козупеевой).

1966

Опыт закрепления растительностью пылящих нефелиновых песков хвостохранилища АНОФ-1, комбината «Апатит». В кн.: Проветривание карьеров и рудников с большими зонами обрушения. М.—Л., изд. «Наука» : 114—121.

П. Д. Бухарин.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 17 VII 1969).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.524.44

НИНА ТРОФИМОВНА НЕЧАЕВА (К 60-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 40-ЛЕТИЮ НАУЧНОЙ И ОБЩЕСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ)

M. P. PETROV, L. E. RODIN, V. N. NICOLAYEV AND I. G. RUSTAMOV.
NINA TROFIMOVNA NECHAYEVA (FOR HER 60TH BIRTHDAY AND 40 YEARS OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

В декабре 1969 г. научная общественность Туркменистана и прибывшие в Ашхабад ботаники Москвы, Ленинграда и союзных республик отметили юбилей доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки Туркменской ССР, академика АН ТССР, Героя Социалистического Труда Нины Трофимовны Нечаевой. Н. Т. Нечаева является одним из ведущих геоботаников и пастбищников Советского Союза, организатором работ по изучению биологии и экологии растений, преобразованию и рациональному использованию природных кормовых ресурсов пустынных территорий.



Нина Трофимовна родилась в 1909 г. в Смоленске, в семье служащих. Окончив в 1927 г. среднюю школу, она поступила на естественный факультет Смоленского педагогического института, по окончании его в 1931 г. была направлена научным сотрудником в степной заповедник Аскания-Нова. Работая в заповеднике с крупными учеными — энтомологом С. И. Медведевым, консультантом-ботаником А. А. Янатой, под методическим руководством проф. В. В. Станчинского, она прошла хорошую школу постановки и проведения научных исследований в области геоботаники и биоценологии. В 1933 г. она переехала в Ашхабад, и с тех пор, вот уже 36 лет, вся ее жизнь и научная деятельность неразрывно связаны с Туркменистаном и его пустынными ландшафтами.

В 1934 г., работая в Туркменском ботаническом институте, Н. Т. выехала в свою первую экспедицию в пустыню, провела геоботаническое обследование правобережья Аму-Дарьи и составила первую геоботаническую карту этого отдаленного и малодоступного в то время района.

С 1936 г. Н. Т. возглавила отдел кормодобывания Туркменской опытной станции по животноводству. При ее активном участии в 1940 г. была опубликована книга «Кормовые растения равнинной Туркмении», в которой дана детальная характеристика распространения, экологии, биологии и кормовых свойств 400 видов пастбищных растений. Эта работа и поныне служит настольной книгой ученых-биологов и практиков-животноводов.

В конце 30-х годов в связи с успешным развитием пустынного животноводства необходимо было выяснить потенциальные кормовые возможности туркменских пу-

стынь. Н Т. со своими сотрудниками обобщила многочисленные материалы по инвентаризации пастбищ и в 1943 г. опубликовала книгу «Пастбища Каракумов и их использование», в которой привела подробную характеристику основных типов пастбищ в совхозах и колхозах, сопоставив их данные с дореволюционным байским хозяйством. К книге приложена первая карта пастбищ, дающая представление о растительности пустынь и позволяющая уточнить емкость пастбищной территории Туркменистана. Эта монография долгое время служила практическим пособием для работников пустынного животноводства.

С 1935 г. и по настоящее время Н. Т. уделяет исключительно большое внимание развитию углубленных биологических и экологических исследований, организации работ по оценке поедаемости и питательности пастбищной растительности в условиях стационаров, организуемых в различных природных районах пустыни.

С 1937 по 1941 г. под руководством Н. Т. работал Терсаканский опорный пункт в Северо-Западной Туркмении. На этом стационаре получены сведения по биологии полынно-солянковой растительности (фенология, морфология корневых систем эдификаторов, особенности роста и продуктивность в связи с метеорологическими условиями). Впервые для Средней Азии были поставлены широкие опыты по изучению питательности растений в различные сезоны, позволившие выявить белковый дефицит в пастбищных кормах осенне-зимнего периода и необходимость организации подкормки мелкого рогатого скота. В 1941—1956 гг. под ее руководством успешно работал Уч-Аджинский стационар в Юго-Восточных Каракумах (колодец Кизилча-Баба), на котором проведены исключительные по их практической значимости опытные работы по изучению влияния различных норм выпаса скота в разные сезоны года на пастбищную растительность.

Экспериментальные исследования по влиянию выпаса на растительность на больших массивах с производственными отарами дали возможность проследить за процессами обсеменения, заделки семян, над их всхожестью, видовым составом, степенью развития трав и запасами кормовой массы при различном использовании естественных пастбищ песчаной пустыни. Эти опыты дали возможность понять направление изменений в растительном покрове, рекомендовать оптимальные нормы нагрузки и схемы пастбищеоборота, теоретически обосновать и развить учение И. В. Ларина о пастбищеоборотах применительно к условиям пустыни. Опубликованное Н. Т. Нечаевой и И. А. Мосоловым в 1954 г. методическое руководство «Основные положения и методика составления планов использования пастбищ с пастбищеоборотами в овцеводческих хозяйствах Туркменской ССР» и в настоящее время в связи с проводимыми большими работами по комплексному освоению пустынных пастбищ используется во всех республиках Средней Азии и Казахстана.

Начиная с 1949 г. под руководством Н. Т. успешно работает Калаиморский стационар в Бадхызе, на котором проведены большие опытные работы по улучшению пастбищ путем коренной переделки естественных сезонных угодий в круглогодичные (и, что особенно важно, в осенне-зимние). С научными и практическими результатами этих исследований ученые и производственники знакомы по двум книгам и целому ряду брошюр и статей, написанных Н. Т. лично или в соавторстве с сотрудниками. Наиболее важной работой является книга «Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. (Опыт создания искусственных фитоценозов)», подводящая итоги 14-летним исследованиям этого вопроса. В ней сообщаются новые экспериментальные данные по динамике развития пастбищных фитоценозов в зависимости от местных природных условий, видового состава популяций и продолжительности жизни видов. Весьма важен вывод о том, что умеренный выпас продлевает жизнь видов и растительных сообществ благодаря созданию условий для хорошего возобновления этих растений, в частности кустарников и полукустарников. Исследования Н. Т. в области теории создания искусственных кустарниковых фитоценозов оказывают влияние на проводимые в этом направлении работы и в других республиках Средней Азии.

В настоящее время Министерством сельского хозяйства Туркменской ССР осуществляются на практике предложения по коренному улучшению предгорных пастбищ. Большую помощь оказывает также районирование территории Туркменистана с позиций ее влагообеспеченности, выполняемое Н. Т. совместно с проф. А. П. Федосеевым.

Особенно большую роль Н. Т. придает комплексности и коллективности в проведении работ. Примером может служить Каракумский стационар Института пустынь АН Туркм. ССР, организованный в 1959 г., на котором научные исследования проводятся коллективом сектора экологии и биологии растений Института пустынь в плане Международной биологической программы в содружестве с Ленинградским и Туркменским государственными университетами и агрометеорологической станцией УГМС ТССР. Здесь решается целый ряд интересных проблем: разрабатывается экологическая классификация жизненных форм растений песчаной пустыни, определяется биологическая и хозяйственная продуктивность растительности, испытываются новые методы прогноза урожайности пастбищ, изучается динамика растительного покрова в связи с метеорологическими и другими факторами, намечаются приемы улучшения растительности в аридных условиях, разрабатываются и другие вопросы.

Стационарные исследования, организуемые Н. Т., отличаются длительностью (12—20 лет) и выдержанностью методики. Это позволяет делать достаточно обоснованные выводы и строить прогнозы в различных направлениях. Так, например, многолетние наблюдения за фенологией и урожайностью на фоне метеорологических условий

положены в основу агрометеорологической разработки и дальнейшего усовершенствования методов прогнозирования урожая на пастбищах, уже применяющихся на практике.

Н. Т. создала хорошую школу геоботаников-пастбищников, многие из которых активно участвуют в решении научных и практических задач по рациональному использованию и улучшению природных кормовых ресурсов Среднеазиатских республик.

Одновременно с работой на стационарах Н. Т. в течение ряда лет проводила детальное обследование основных пастбищных районов Туркмении. Под ее руководством и при непосредственном ее участии, совместно с В. Н. Николаевым, на основе обобщения огромного фактического материала, в 1960 г. была составлена сводная карта пастбищ равнинной Туркмении с детальными таблицами запасов кормов, характеристикой их сезонной и годовой динамики, определениями емкости пастбищ для мелкого рогатого скота и другими показателями. Эта карта в настоящее время служит одним из основных исходных материалов для руководящих и планирующих сельскохозяйственных органов республики при разработке планов развития животноводства.

Н. Т. Нечаева — автор более 140 научных работ, в том числе нескольких монографий. Ее книга «Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий» (1958) удостоена премии Московского общества испытателей природы, монография «Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии» (1966) переведена на английский язык и опубликована за рубежом в минувшем году.[1]

Труды Н. Т. известны не только в Советском Союзе, но и за рубежом; она — участник четырех международных конгрессов по луговодству, международного симпозиума по корневым системам, международной конференции по аридным землям в Аризоне.

Большое внимание Н. Т. уделяет доведению результатов научной деятельности до широкого круга ученых и практиков сельского хозяйства.

Свой большой опыт она передает не только через печать, но и путем многочисленных консультаций, советов, лекций и в личных беседах. Она непременный участник всесоюзных и республиканских совещаний по вопросам биологии пустынных растений и пастбищно-кормовым проблемам.

Н. Т. Нечаева — председатель Научного совета по проблеме «Комплексное изучение и освоение пустынных территорий Средней Азии и Казахстана» при Госкомитете по науке и технике СМ СССР, председатель секции «Биогеоценозы пустынь» Научного совета «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны», член секции сенокосов и пастбищ ВАСХНИЛ, член Совета Всесоюзного ботанического общества и Совета его туркменского отделения, член Совета Туркменского географического общества, Комиссии по охране природы при Академии наук ТССР, Туркменского общества культурных связей с зарубежными странами.

Н. Т. активный участник и организатор работ по Международной биологической программе (МБП). Она является председателем Туркменского республиканского отделения Национального комитета и член международной рабочей группы по аридным областям.

В течение четырех созывов Н. Т. избирали депутатом Ашхабадского городского совета депутатов трудящихся.

С 1960 по 1967 г. Н. Т. бессменный заместитель ответственного редактора журнала «Известия Академии наук Туркменской ССР», серия биологическая, а с 1967 г. — журнала «Проблемы освоения пустынь», редактор многих монографий, сборников и брошюр.

Заслуги Н. Т. в развитии научных исследований и подготовке научных кадров в области геоботаники высоко оценены научной общественностью и Советским правительством. В 1951 г. она была избрана членом-корреспондентом, а в 1965 году — академиком Академии наук Туркменской ССР. Ей присвоено почетное звание заслуженного деятеля науки Туркменской ССР, она награждена орденом Знак Почета и четырьмя медалями. В марте 1969 г. Указом Президиума Верховного Совета Союза ССР Н. Т. присвоено почетное звание Героя Социалистического Труда с вручением ордена Ленина и золотой медали «Серп и Молот».

Свой юбилей Н. Т. Нечаева отмечает в расцвете творческих сил, осуществляя руководство работой коллектива сектора экологии и биологии растений Института пустынь Академии наук Туркменской ССР, руководя многочисленными аспирантами и соискателями.

Пожелаем ей доброго здоровья и больших успехов на благо советской науки!

М. П. Петров, Л. Е. Родин, В. Н. Николаев и *И. Г. Рустамов.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград,
Институт пустынь Академии наук
Туркменской ССР
и
Туркменский государственный университет
им. А. М. Горького,
Ашхабад.

(Получено 14 XI 1969).

---

[1] Список научных работ Н. Т. опубликован в отдельном издании, посвященном ее юбилею (Н. Т. Нечаева. Изд. «Ылым», Ашхабад, 1969).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 : 581.331.2 : 006.3

Ф. С. Теплов

ПЕРВОЕ НАУЧНОЕ СООБЩЕНИЕ К. А. ТИМИРЯЗЕВА

F. S. TEPLOV. K. A. TIMIRIAZEV'S FIRST SCIENTIFIC COMMUNICATION

В представленной К. А. Тимирязевым на защиту докторской диссертации («Об усвоении света растением», 1875 г.) автобиографической справке, в перечне «в различные времена сделанных сообщений, помещенных в трудах С.-Петербургского общества естествоиспытателей и в журнале Русского химического общества» под номером первым обозначено сообщение под заглавием «Развитие спор Pelliae Epiphyllae».[1] Неоднократные попытки разыскать это сообщение, например при подготовке десятитомного — наиболее полного — собрания сочинений ученого (1936—1940 гг.), остались безрезультатными. В «Трудах» Общества естествоиспытателей и в «Журнале Русского химического общества» содержатся только последующие, перечисленные в справке, десять сообщений. Причем все они связаны единой темой — исследованием хлорофилла, и относятся к одному периоду — от возращения Тимирязева из заграничной командировки и до докторской диссертации включительно (1872—1874 гг.). Отсюда биографические издания о Тимирязеве нередко собственно научную деятельность ученого датируют прямо от его работ по хлорофиллу.

В отличие от сообщений по хлорофиллу «Развитие спор Pelliae Epiphyllae» связано с самой первой ботанической работой Тимирязева «О печеночных мхах», выполненной в 1863—1864 годах, еще в студенческую пору, и соответственно относится к более раннему периоду биографии ученого.

Конкурсное сочинение Тимирязева «О печеночных мхах» осталось неизвестным. Сохранился лишь составленный А. С. Фаминцыным и подписанный совместно А. Н. Бекетовым и А. С. Фаминцыным отзыв, на основании которого данной работе Петербургским университетом была присуждена золотая медаль.[2] Среди прочих достоинств сочинения в отзыве выделялось умение автора обращаться именно к тому, что представляет наибольшее значение для науки. Отмечалось, что работа была выполнена «не только по имеющимся печатным источникам, но преимущественно по собственным наблюдениям, которыми он (Тимирязев, — *Ф. Т.*) старался проверить прежние, насколько это возможно в один год и при средствах нашей флоры». Причем «Во многих местах (сочинения, — *Ф. Т.*) сделаны даже хотя небольшие, но любопытные дополнения и поправки к исследованиям прежних авторов».

Составители отзыва особенное внимание обратили на два момента:

Тимирязеву впервые удалось наблюдать прорастание и первый этап развития спор *Riccia glauca*, что до него никому не удавалось, несмотря на многочисленные попытки; при исследовании образования спор пеллин (Pelliae) Тимирязев «. . . нашел значительное уклонение от фактов, представленных Гофмейстером. Предложенные в виде примера дополнение и поправка вполне подтверждаются препаратами и рисунками автора, указывая в то же время не только на точность и внимание сочинителя, но также на полное его знакомство с предметом изучения, на верность взгляда, на умение обращаться именно к тому, что заключает в себе наибольший интерес для науки».[3]

В отзыве, к сожалению, не раскрыто, в чем заключалось достижение Тимирязева в исследовании процесса образования спор. Но несомненно, что именно этот момент, выделенный в качестве примера умения автора обращаться к тому, что представляет наибольший интерес для науки, является фокусом первой ботанической работы Тимирязева.

Как конкурсное сочинение работа «О печеночных мхах» выполнялась под девизом. Поэтому она ни полностью, ни частично не могла быть опубликована до подведения итогов конкурса, т. е. по крайней мере до осени 1864 г. Работа была подана на конкурс не позднее начала июня 1864 г. Решение Совета университета о присуждении медали

---

[1] ЛГИА, фонд 14, опись 13, единица хранения 14815, лист. 32. Факсимиле справки воспроизведено: К. А. Тимирязев, Соч., т. II, стр. 208—209.

[2] См.: «Вопросы истории естествознания и техники», вып. 9, 1960 г., стр. 138—140.

[3] См. «Вопросы истории естествознания и техники», вып. 9, 1960 г., стр. 139. (Подчеркнуто мной, — *Ф. Т.*).

состоялось 28 августа 1864 г. и было оглашено на университетском акте в сентябре.[1] В то же время единственная поступившая на конкурс и удостоенная золотой медали работа по теме, объявлявшейся в течение двух лет,[2] не могла не быть примечательным явлением. Естественно предположить, что наиболее ценное и, разумеется, прежде всего «. . . значительное уклонение от фактов», приведенных Гофмейстером, не могло не быть представлено, например, составителями отзыва Бекетовым и Фаминцыным (университетскими руководителями Тимирязева) в ботанических кругах Петербурга

Ботаническаго Отдѣленія

Гг. члены Русскаго Энтомологическаго Общества приглашаются въ обыкновенное собраніе, имѣющее быть въ Субботу ~~Понедѣльникъ~~, [illegible] Января, въ 7 часовъ по полудни, въ залѣ Общества, въ домѣ Министерства Народнаго Просвѣщенія, что у Чернышева моста.

Читать будутъ:
1) С. М. Розановъ. О нѣкоторыхъ особенностяхъ в развитіи подземныхъ частей Phlomis tuberosa.
2) К. А. Тимирязевъ. Развитіе споръ Pelliae Epiphyllae.

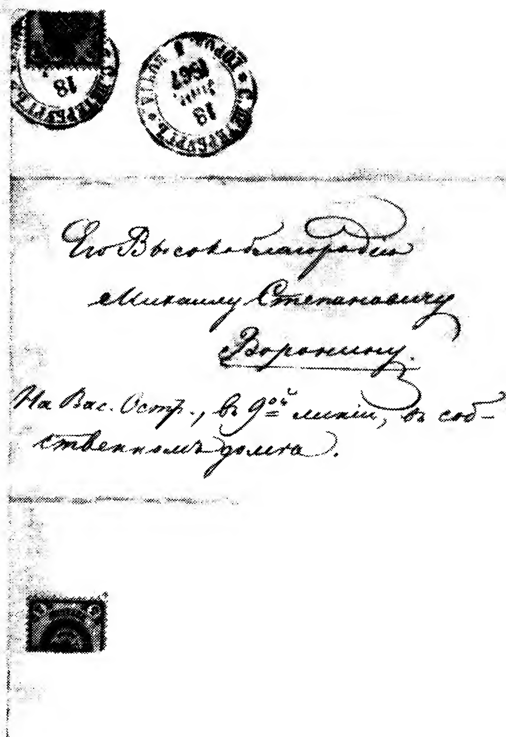
вскоре после университетского акта как авторское известное достижение в виде авторского сообщения или в иной форме. Иначе говоря, работа «Развитие спор Pelliae Epiphyllae» была доложена в научных кругах или опубликована в научном издании еще до Петербургского общества естествоиспытателей (с 1868 г.) и его «Трудов», издающихся с 1870 года.[3] Сделав это предположение, мы обратились к документам ботанических организаций в Петербурге того времени.

Помимо ботанического сада, единственной аудиторией для столь специального сообщения могло быть Ботаническое отделение, основанное в 1861 г. и состоявшее первоначально при Обществе российского садоводства, а с 1864 г. и до образования Петербургского общества естествоиспытателей при Русском энтомологическом обществе. Оно объединяло практически всех петербургских ботаников того времени. Печатные протоколы заседаний Ботанического отделения имеются лишь за октябрь 1865—ноябрь 1866 г.,[4] поэтому источником сведений о его деятельности за весь интересующий нас период остается ботанический раздел «Обзора деятельности С.-Петербургского общества естествоиспытателей за первое двадцатипятилетие его существования, 1868—1893 г.»,[5] содержащий известные сведения и о Ботаническом отделении.

[1] См. ЛГИА, фонд 14, опись 1, ед. хран. 6121, лл. 28 и 30.
[2] См. «Вопросы истории естествознания и техники», вып. 9, 1960 г., стр. 139.
[3] Так же, как и, соответственно, до Русского химического общества (с 1868 г.) и его «Журнала» (с 1869 г.).
[4] «Труды Русского энтомологического общества», т. IV, вып. 1, 1870 г., стр. 26—34.
[5] СПб., 1893 г., стр. 28 и след.

С 1864 по осень 1865 г. председателем Ботанического отделения был А. Н. Бекетов, делопроизводителем — П. И. Черняев, которых в октябре 1865 г. сменили К. Г. Гернет и М. С. Воронин.[1] «Кроме этих четырех поименованных лиц, — указывается далее в источнике, — действительными членами Отделения состояли А. С. Фаминцын, Н. Е. Цабель, К. Е. Мерклин, Г. Ф. Зельгейм и А. П. Веселовский. Постоянными же гостями и членами Отделения считались Р. Э. Траутфеттер, Э. А. Регель, К. И. Максимович, Ф. Э. Гердер, Ф. И. Рупрехт, Ф. Б. Шмидт и К. Ф. Мейсенгаузен; впоследствии к ним присоединились С. М. Розанов и К. А. Тимирязев».[2]

В чем выразилось участие Тимирязева в деятельности Ботанического отделения Русского энтомологического общества, источник не указывает (но сам этот факт нигде в литературе о К. А. Тимирязеве до сих пор не отмечался). Никаких иных данных относительно Тимирязева источник не содержит, за исключением еще одного упоминания: «В Заседании 17 октября 1864 г. А. Н. Бекетов сообщил вкратце результаты,



добытые им при сравнительном исследовании листьев хвойных деревьев. При этом Бекетов демонстрировал ряд микроскопических препаратов. . .». И далее: «Вслед за сообщением А. Н. Бекетова Н. Е. Цабель демонстрировал микроскопические препараты, изготовленные студентом имп. Петерб. университета, К. А. Тимирязевым».[3] Содержания демонстрировавшихся препаратов источник также не раскрывает. Но приведенный текст не может быть истолкован иначе, как в том смысле, что микроскопические препараты Тимирязева относились не к сообщению Бекетова, демонстрировавшего собственные препараты. Они имели, следовательно, самостоятельное значение.

С учетом упомянутых в отзыве Бекетова—Фаминцына «дополнения и поправки», обоснованных «препаратами и рисунками автора» как элементов конкурсного исследования Тимирязева, можно с достаточной степенью вероятности утверждать, что демонстрировавшиеся в Ботаническом отделении Русского энтомологического общества 17 октября 1864 г., т. е.вскоре после присуждения Тимирязеву золотой медали, микроскопические препараты были препаратами его студенческой работы и относились к развитию спор Pelliae.

---

[1] 19 ноября 1866 г. председателем Ботанического отделения вновь был избран А. Н. Бекетов. См. архив АН СССР, фонд 724, оп. 1, ед. хран. 14, л. 35. К слову, этот факт «Обзор деятельности. . .» не отмечает.

[2] «Обзор деятельности. . .», стр. 30.

[3] Там же, стр. 31—32.

Однако, как указывает источник, К. А. Тимирязев и С. М. Розанов присоединились к Ботаническому отделению не в 1864 г., а впоследствии, тем более что в протоколах за 1865—1866 гг. ни тот, ни другой не упомянуты. Действительно, их первые сообщения в отделении относятся к 1867 г. Два документа из архива Русского энтомологического общества фиксируют этот факт.

Документ первый. Письмо М. С. Воронина, делопроизводителя Ботанического отделения, секретарю Энтомологического общества Ф. П. Кеппену: «Милостивый государь Федор Петрович. В ответ на Ваше письмо честь имею Вам сообщить, что Ботаническое отделение находит более удобным не составлять предварительно распределения дней собраний на целый год, а будет назначать дни заседаний ежемесячно, и об оном будет заблаговременно извещать правление Общества. Кроме того, считаю долгом Вас, милостивый государь, предупредить, что вместо 21 января наше отделение желает иметь свое заседание 23 января. Если уже 23 января (понедельник на будущей неделе) совпадает, может быть, с заседанием Энтомологического общества, то мы для своего заседания избираем 28 января (суббота на будущей неделе). Но как в том, так и в другом случае, покорнейше Вас прошу сделать надлежащие распоряжения о рассылке повесток всем членам, так и членам-гостям отделения. Чтения, как Вам известно, будут следующие:

С. М. Розанов: „О некоторых особенностях в развитии и строении подземных частей *Phlomis tuberoza*" и *К. А. Тимирязев*: „Развитие спор Pelliae Epiphyllae". Примите, милостивый государь, искренние уверения в моей преданности. М. Воронин. 18 января 1867 года».[1]

Документ второй. Повестка: «Г. Г. члены Ботанического отделения[2] Русского энтомологического общества приглашаются в обыкновенное собрание, имеющее быть в понедельник 23 января, в 7 часов пополудни, в зале Общества, в доме Министерства народного просвещения, что у Чернышева моста. Читать будут:

1. *С. М. Розанов*. „О некоторых особенностях в развитии подземных частей *Phlomis tuberoza*".

2. *К. А. Тимирязев*. „Развитие спор Pelliae Epiphyllae"».[3]

Данными о содержании сообщения Тимирязева мы не располагаем: протоколы за 1867 г. не печатались и неизвестны. Отчет за последний год деятельности Ботанического отделения, по-видимому, не сохранился.[4] Однако ясно, что это сообщение являлось частью работы «О печеночных мхах». Во всяком случае, согласно условиям конкурса, требовалось «проследить развитие плода и заключенных в нем спор», а также «прорастание из споры, исследовать заросток и образование из него молодого растения»,[5] глава четвертая работы Тимирязева, как следует из отзывов, была посвящена «прорастанию спор и почек размножения».[6] Наконец, именно при исследовании образования спор Pelliae Тимирязев нашел «значительное уклонение от фактов, представленных Гофмейстером».

Если рукописные протоколы заседаний Ботанического отделения сохранились в архивных фондах и доныне,[7] то они, вероятно, помогут выяснить смысл сообщения Тимирязева и тем самым раскрыть наиболее интересный фрагмент его студенческой диссертации.

Таковы некоторые обстоятельства, относящиеся к неизвестной странице научной биографии К. А. Тимирязева, истории его первого научного сообщения. «Развитие спор Pelliae Epiphyllae» как бы завершает тот период его биографии, который в научном плане был связан с самым первым ботаническим исследованием ученого — конкурсной диссертацией «О печеночных мхах».

С лета 1867 г. Тимирязев полностью переключается на изучение хлорофилла и фотосинтеза, которое становится главным делом его жизни.

Всесоюзный заочный
политехнический институт,
Москва.

(Получено 17 IV 1969).

---

[1] Архив АН СССР, фонд 724, оп. 1, ед. хран. 27, л. 7.

[2] Слова «Ботанического отделения», названия докладов, инициалы и фамилии докладчиков, дата вписаны от руки в печатный текст повестки.

[3] Архив АН СССР, ф. 724, оп. 1, ед. хран. 25, л. 31. Сохранившийся в архиве приложенный к делопроизводству подлинник адресован М. С. Воронину и прошел Петербургскую городскую почту. Имеется календарный штемпель, датированный 18 января 1867 г.

[4] См. письмо А. Н. Бекетова Ф. П. Кеппену от 3 декабря 1867 г. Архив АН СССР, ф. 724, оп. 1, ед. хр. 14, л. 75.

[5] «Вопросы истории естествознания и техники», вып. 9, 1960 г., стр. 138.

[6] Там же, стр. 139.

[7] Автор источника М. С. Воронин, бессменный секретарь Отделения ботаники, указывал (1893 г.), что за 1864 г. сохранились лишь рукописные протоколы заседаний Ботанического отделения, которые были использованы при составлении источника (см. «Обзор деятельности. . .», стр. 29). Кроме того, как следует из письма М. С. Воронина Ф. П. Кеппену от 19 декабря 1864 г., краткие отчеты о заседаниях Ботанического отделения за 1864 г., составленные П. И. Черняевым, хранились у Ф. П. Кеппена. (Архив АН СССР, ф. 724, оп. 1, ед. хран. 27, л. 6).

ХРОНИКА

УДК (0.79.3)+0.06.3 (474.0)

X ПРИБАЛТИЙСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ-СОВЕЩАНИЕ (7—15 ИЮЛЯ 1969 г.)

E. P. MATVEYEVA. XTH EXCURSION THROUGH THE BALTIC SOVIET REPUBLICS (JULY 7—15, 1969)

X Прибалтийская экспедиция-совещание, организованная литовскими ботаниками, начала свою работу в г. Вильнюсе и затем была продолжена маршрутом по юго-восточной части Литвы (Варенский район), носящей наименование Дайнава.

В ней приняли участие около 100 представителей ботанических учреждений Литвы, Латвии, Эстонии, Москвы, Ленинграда, Петрозаводска, Киева, Еревана. Было заслушано 28 докладов. Многие из них были сообщены в полевых условиях с показом объектов в натуре по маршруту экспедиции (см. схему маршрута).

Большинство докладов было посвящено физико-географическим условиям, флоре и растительности, а также заповедным и охраняемым объектам Дайнавы.

Общую физико-географическую характеристику района экспедиции дал **А. Басаликас** (Вильнюс). Он отметил, что восточная песчаная равнина Литвы имеет высоты от 110 до 150 м над ур. м. и представлена полосой бугристого зандра, высокой и низкой террасовыми равнинами прадолины, перевеянной высокой террасовой равниной, полосой материковых дюн и плоской приледниково-озерной равниной. Все типы рельефа сложены мощной толщей песчано-гранитных отложений. Климат Дайнавы характеризуется повышенной солнечной радиацией, более длинным вегетационным сезоном и теплее на 0.5—1° по сравнению с другими районами Литвы. Характерно повышенное число гроз (32 против 25 в среднем по Литве) и поздневесенних и раннеосенних заморозков, а также большая амплитуда колебания суточных температур воздуха.

В почвенном покрове преобладают бедные песчаные почвы. Лучшими из них являются дерново-подзолистые в полосе карбонатного зандра.

Анализу флоры было посвящено два доклада. **А. Лекавичус** (Вильнюс, Институт ботаники АН Лит. ССР) детально осветил особенности флоры высших цветковых растений рассматриваемого края, обратив особое внимание на редкие, южного происхождения виды. **А. Минкявичус** (Вильнюс, Университет) остановился на широко распространенных видах мхов и лишайников, указав также и редкие виды.

О характерных чертах и особенностях растительного покрова юго-востока Литвы доложила **М. Наткевичайте-Иванаускене** (Вильнюс, Университет). Она отметила нахождение на песках эндемов Полесья — *Silene lithuanica*, *Tragopogon bjelorussicus*, богемо-польского — *Festuca psammophyla*, на песчаных аллювиях — субэндема Полесья — *Dianthus borbasii*. Для рассматриваемого района характерно как наличие видов субатлантического ареала — *Corynephorus canescens*, *Armeria elongata*, *Spergula vernalis*, *Bromus commutatus* и др., так и континентальных — *Koeleria delavignei*, *Silene chlorantha*, *Trifolium lupinaster* ssp. *angustifolium* и др. Встречаются горные виды — *Arnica montana*, *Scabiosa columbaria* и многие другие виды, необычные для песчаных равнин Прибалтики. Это накладывает своеобразный отпечаток на растительные сообщества, становится возможным выделять среди них специфические ассоциации и их варианты.

Сообщение о песках и лесах Дайнавы сделал **М. Дауётес** (Вильнюс). Он отметил, что на ее территории господствуют лишайниковые боры, реже встречаются брусничные и черничные. Облесенность района в среднем составляет 63% территории, а в отдельных лесхозах до 80%.

Луговой растительности посвятили доклады **А. Багдонайте** — внепойменные луга и **Б. Кизене** — пойменные луга (Вильнюс, Институт ботаники). Этот тип растительности слабо развит на юго-востоке Литвы и вместе с низинными болотами, использующимися в качестве сенокосов, занимает 7.9% площади района. На местах, освобожденных от сосновых лесов, развиваются луговые сообщества с бо́льшим или меньшим обилием *Corynephorus canescens*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Koeleria glauca*, *Sieglingia decumbens*, *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella*, *Thymus serpyllum* и др.

На сухих дерново-подзолистых и карбонатных почвах встречаются сообщества Festuca rubra — Poa angustifolia, Briza media—Trifolium montanum и др.

Пойменные луга довольно хорошо развиты в среднем и нижнем течении р. Меркис. Там, где река прорезает меловые отложения, встречаются луговые сообщества с *Brachypodium pinnatum*, *Trifolium lupinaster*, *Lathyrus laevigatus*, *Aquilegia vulgaris*, *Lilium martagon*, *Origanum vulgare* и др., несвойственные обычным долинным луговым сообществам Прибалтики в целом.

При осмотре самого большого болотного массива Литвы «Чапкялю райстас», **Д. Смалюкас** (Вильнюс, Институт ботаники) рассказал о его основных особенностях; в рассматриваемом районе болота занимают около 6% территории.

Было уделено внимание и полевой растительности, о ней рассказал **А. Станцявичус** (Вильнюс, Институт ботаники). Специальный доклад **К. Балявичуса** (Вильнюс, Институт ботаники) был посвящен охраняемым территориям и объектам. По маршруту экспедиции были показаны некоторые заказники, охраняемые растения и сообщества. **Р. Будрюнас** (Вильнюс, Институт ботаники) знакомил участников с природными пейзажами.

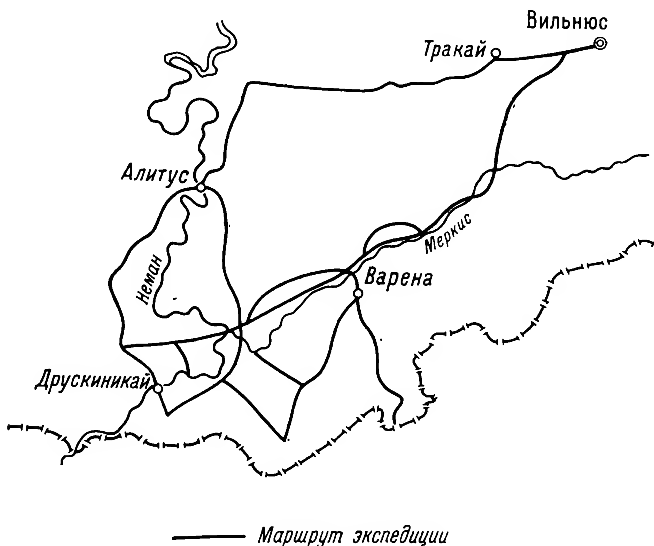


Схема маршрута X Прибалтийской экспедиции 7—15 VII 1969.

Любопытные доклады сделали **К. Эрингис** (Вильнюс, Институт ботаники) «Изменение экологических условий в связи с исчезновением озерной системы Дубаса» и его аспирант **Р. Пакальнис** «Определение недавнего уровня озер по изменению прибрежной древесной растительности».

Интересный доклад о фитотерапии в Литве сделала **Е. Шимкунайте** (Вильнюс, ГАПУ). Она отметила, что в Литве народная медицина развита с XIV века и получила свое первое научное оформление в трудах литовских специалистов по лекарственным растениям в 1884—1953 гг. В настоящее время Литва заготавливает лекарственное сырье в больших масштабах и ассортименте (до 200 видов). Докладчик отметила, что заготовки ведутся в строгом согласовании с комитетом по охране природы. На юго-востоке республики заготавливаются: толокнянка, полынь, плоды можжевельника, соцветия бессмертника, кора крушины, корневища аира, споры плауна, шишки хмеля, исландский мох. Остановилась она и на вопросах изучения и заготовки других растительных ресурсов Дайнавы, в частности белых грибов, которые особенно обильны в этом районе.

О распространении и биологии лекарственного растения *Arnica montana* сообщила **Э. Пенкаускене** (Каунас, Ботанический сад). **Ю. Григалаускас** (Вильнюс-Воке, Институт земледелия и мелиорации) познакомил с результатами мелиорации и создания культурных сенокосов и пастбищ на 30 000 га заболоченных лугов и низинных болот долины р. Меркис и прилегающей равнины, продемонстрировал процесс механизированного изготовления травяной муки и гранул из нее.

Информацию о результатах работы сельскохозяйственной опытной станции в Перлоя сделал ее директор **Р. Алексонис**; с помощью высокой агротехники и удобрений можно получать высокие урожаи разнообразных сельскохозяйственных культур на песках.

Названными сообщениями литовские специалисты дали разностороннюю характеристику природных условий, флоры и растительности малоплодородного песчаного края Литвы и показали основные пути использования, преобразования и увеличения растительных ресурсов при соблюдении закона об охране природы. На память о редких растениях рассматриваемого края представители разных учреждений получили

небольшие смонтированные гербарии, кроме того, многие участники гербаризировали сами во время экскурсии.

Вторая серия докладов носила сборный характер. Ближе других к основной тематике был доклад **А. Ниценко** (Ленинград, Университет) «Растительность Куршской косы», проходящей через территорию Литвы и Калининградской области РСФСР. Примечательной особенностью этой косы является образование на ней высочайших в Европе дюн, достигающих 72 м высоты. Начало их формирования относится к XIV—XVI вв. После сведения леса часть этой косы превратилась в голые подвижные дюны; с начала XIX в. и особенно в настоящее время осуществляется усиленное облеснение. Докладчик обрисовал основные черты растительности косы и смен сообществ.

Для сравнения с природными условиями, флорой и растительностью Дайнавы большой интерес представлял доклад **Л. Лаасимер** (Тарту, Институт зоологии и ботаники) «Некоторые идеи о развитии и истории сосновых лесов на песках в Эстонской ССР».

Теоретический аспект носил доклад **Е. Брадис** (Киев, Институт ботаники) на тему «Существует ли тип болотной растительности», вызвавший оживленный обмен мнений. Докладчик придерживается точки зрения о самостоятельности типа или группы типов болотной растительности, но были высказаны и убедительные доводы, противоречащие этой концепции. Затем сообщение о флоре мхов и лишайников верховых и аапаболот севера Карелии сделала **Г. Елина** (Петрозаводск, Институт биологии). О флоре гвоздичных Украинских Карпат доложила **О. Дубовик** (Киев, Институт ботаники) и о современном состоянии флоры и растительности заповедной (Михайловской) степи Украинской ССР — **З. Сарычева** (Киев, Институт ботаники). Сезонной и разногодичной динамике продуктивности надземной фитомассы злаково-разнотравно-манжеткового сообщества был посвящен доклад **И. Сырокомской** (Ленинград, БИН АН СССР).

Об изменении продуктивности некоторых видов лекарственных растений в разных эколого-ценотических условиях доложила **И. Крылова** (Москва, ВИЛАР).

Методический характер носил доклад **А. Расиньш** и **М. Таурыня** (Рига, Прибалтийский филиал ВИЗР) «Метод точечных квадратов для учета обилия отдельных растений и их групп». Автором был продемонстрирован прибор в действии.

Два доклада относились к зарубежным поездкам. **Р. Будрюнас** (Вильнюс, Институт ботаники) сообщил о прошедшем в Праге (Чехословакия) в июне 1969 г. симпозиуме по повышению продуктивности лесов с помощью удобрений. На нем был выслушан доклад об истории удобрения лесов и во многих сообщениях была показана эффективность удобрения лесов. Указывалось, что с помощью нитрата аммония достигался прирост древесины в течение 3—4 лет после внесения удобрений на 200—450% у сосны, ели и березы. Прирост происходил по высоте и толщине деревьев. **Е. Матвеева** (Ленинград, БИН АН СССР) рассказала о ботаникогеографической экскурсии, совершенной ботаниками Ботанического и Физиологического институтов АН СССР в Югославию в мае 1969 г. Она сообщила о двух основных типах вертикальной зональности, представленной на территории Югославии — поясности Среднеевропейской и поясности Средиземноморской, привела цифровые данные о богатстве и разнообразии флоры и растительности и, в частности, о кормовых угодьях.

Кроме ботанических объектов, по маршруту X Прибалтийской экспедиции были осмотрены и некоторые исторические и культурные памятники. В дер. Пирчупис, сожженной фашистами вместе с жителями, участники экскурсии познакомились с музеем, сохранившим память об этом страшном событии, и с памятником «Мать Пирчуписа» скульптора Г. Иокубониса; увидели старые специально охраняемые как памятник старины литовские деревни Швяндубре, Марчёнис, Субортонис; осмотрели курорт Друскиникай и мемориальный домик-музей знаменитого литовского композитора и художника М. Чюрлёниса, картинная галерея которого находится в Каунасе. В с. Лишкява сохранился доминиканский костел стиля рококо, работы итальянских мастеров, изумительной красоты и изящества.

К началу экскурсии был опубликован «Путеводитель X Прибалтийской экспедиции-совещания ботаников по юго-восточной части Литовской ССР» (Вильнюс, 1969).

Заканчивая свою беглую информацию о X Прибалтийской экспедиции-совещании, мне хочется выразить глубокую благодарность литовским ботаникам за сердечный прием и хорошую организацию проведенного мероприятия и пожелать им успеха в творческой деятельности.

Е. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VIII 1969).

УКАЗАТЕЛЬ К БОТАНИЧЕСКОМУ ЖУРНАЛУ
том 54, 1969 год

Оригинальные статьи

Методика ботанических исследований

Сообщения

Обзорные статьи

Критика и библиография

История науки

Потери науки

Юбилеи и даты

Ботанические путешествия

Ботанические конгрессы, съезды и симпозиумы

Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Нам пишут

Vol. LV *No. 6*

June 1970

BOTANICAL JOURNAL

Published by the Botanical Society of the U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕЗИДИУМ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ПРИНЯЛ РЕШЕНИЕ ОБ ИЗДАНИИ СБОРНИКА НАУЧНЫХ РАБОТ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ГЕОГРАФИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ, ПОСВЯЩЕННОГО ПАМЯТИ ВИЦЕ-ПРЕЗИДЕНТА ВБО, ВЫДАЮЩЕГОСЯ УЧЕНОГО НАШЕЙ СТРАНЫ БОРИСА КОНСТАНТИНОВИЧА ШИШКИНА.

РУКОПИСИ ОБЪЕМОМ ДО ОДНОГО ПЕЧАТНОГО ЛИСТА В ГОТОВОМ К ПЕЧАТИ ВИДЕ В ТРЕХ ЭКЗЕМПЛЯРАХ ПРОСИМ ПРИСЫЛАТЬ ПО АДРЕСУ: Г. ЛЕНИНГРАД, П-22, БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР, ГЕРБАРИЙ, ЦВЕЛЕВУ НИКОЛАЮ НИКОЛАЕВИЧУ. ПОСЛЕДНИЙ СРОК ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РУКОПИСИ — 30 СЕНТЯБРЯ 1970 г.

РЕДАКЦИЯ СБОРНИКА, ПОСВЯЩЕННОГО ПАМЯТИ
Б. К. ШИШКИНА.

Исправление

В вып. 2 на стр. 273 фамилию автора следует читать А. Медвецка-Корнась.

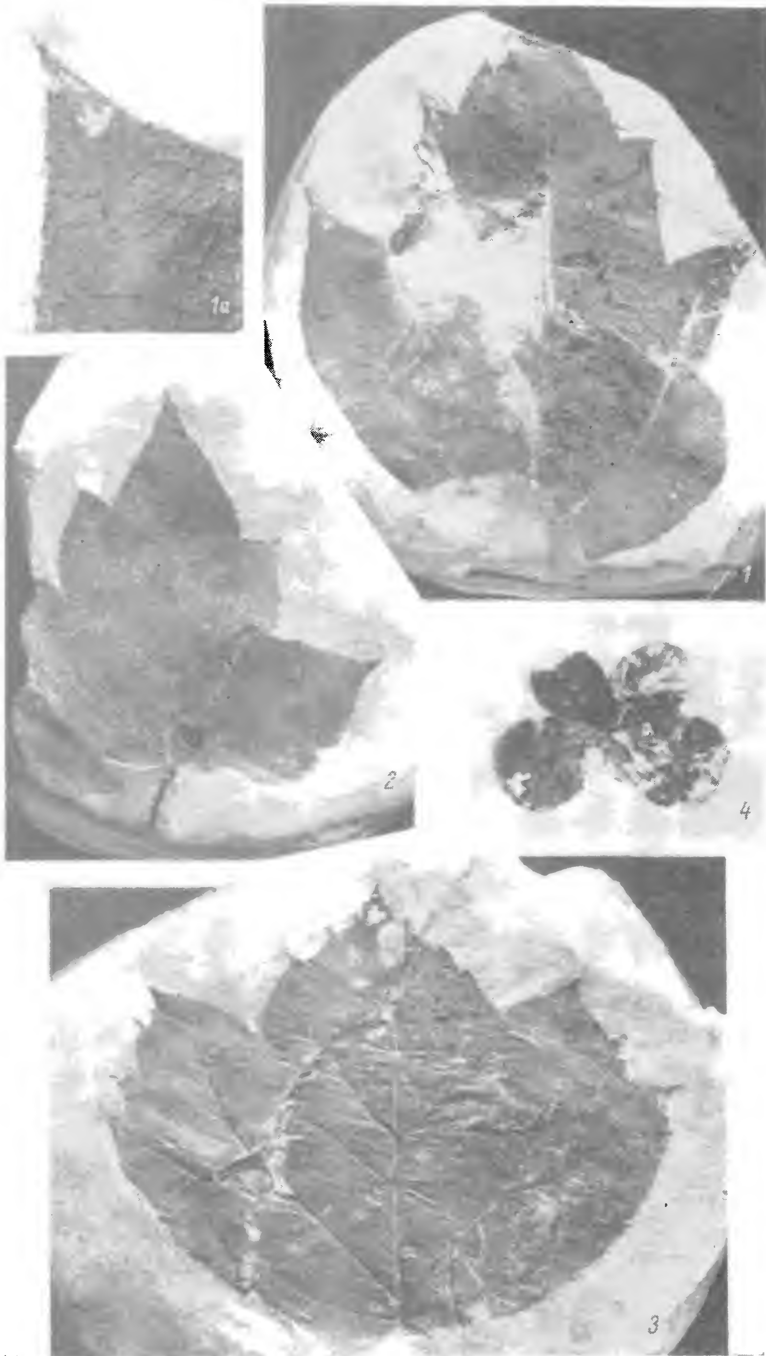


Таблица I

Hydrangea diversifolia Gorbunov sp. n.

1 — голотип (обр. 2); *1a* — шиловидно заостренный кончик нижней левой лопасти (увел. 2.6); *2* — 5-лопастной лист (2 лопасти в основании центральной являются дополнительными); *3* — лист поперечно-овальной формы; *4* — цветок из 4 чашелистиков. Все отпечатки (кроме *1a*) около 0.9 натуральной величины.

К стр. 802

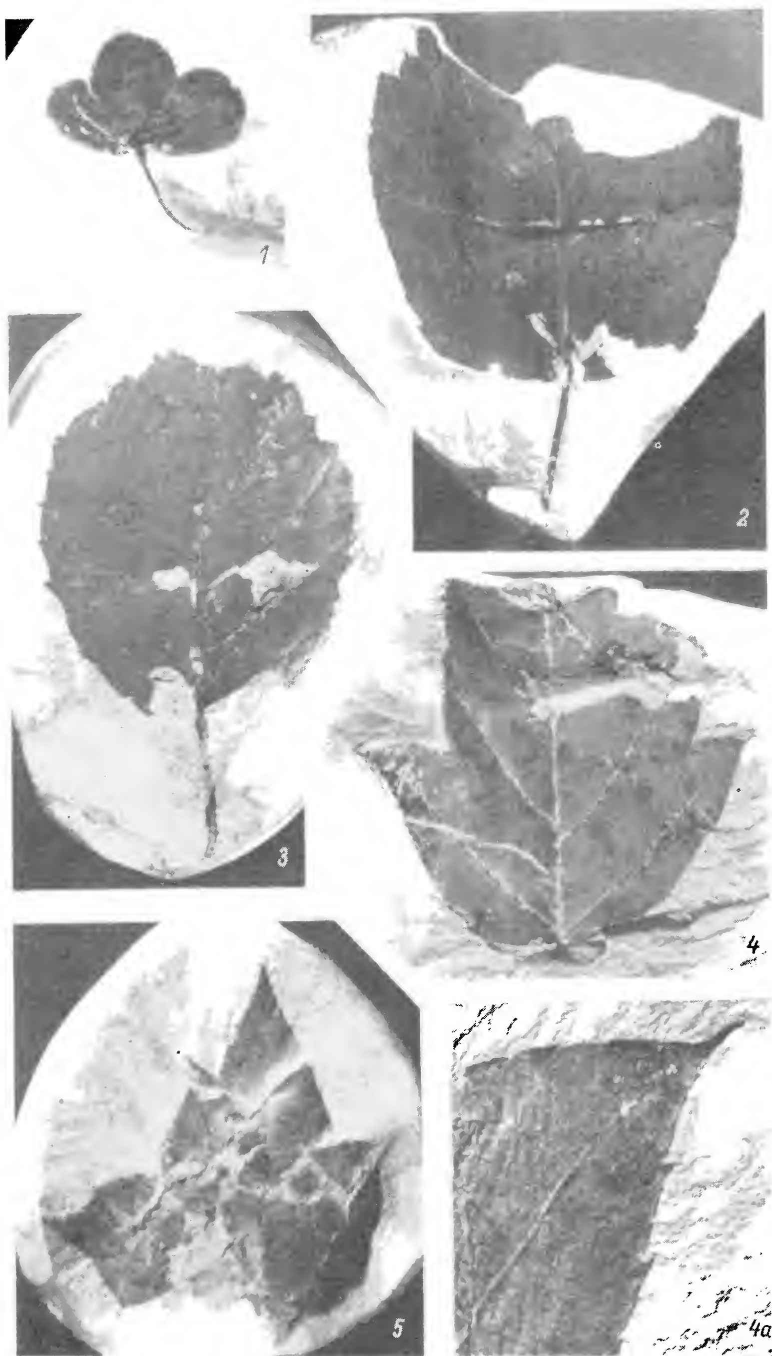


Таблица II

Hydrangea diversifolia Gorbunov sp. n.

1 — цветок с чашелистиками в боковом положении; 2 — нижняя половина листа щитовидной формы с крупными зубцами вверху (слева); 3 — цельный лист; 4 — нижняя половина листа с широкой асимметричной центральной лопастью; 4а — сильно оттянутый кончик правой нижней лопасти, на наружном крае 2 типичных зубчика (увел. 5); 5 — 4-лопастной лист, лопасть слева (у основания центральной) является дополнительной. Все отпечатки (кроме 4а) около 0.9 натуральной величины.

К ст. В. В. Культиной к стр. 830

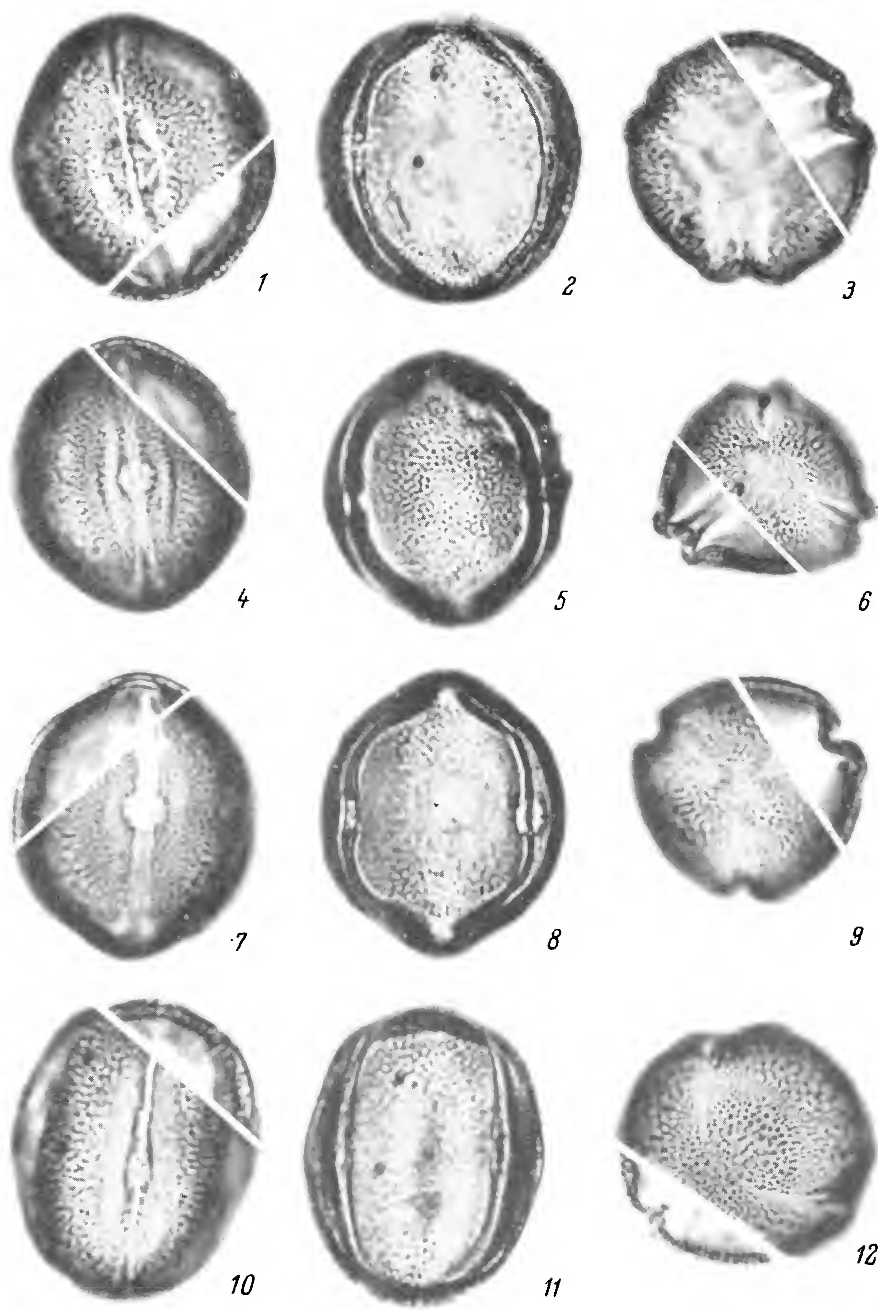
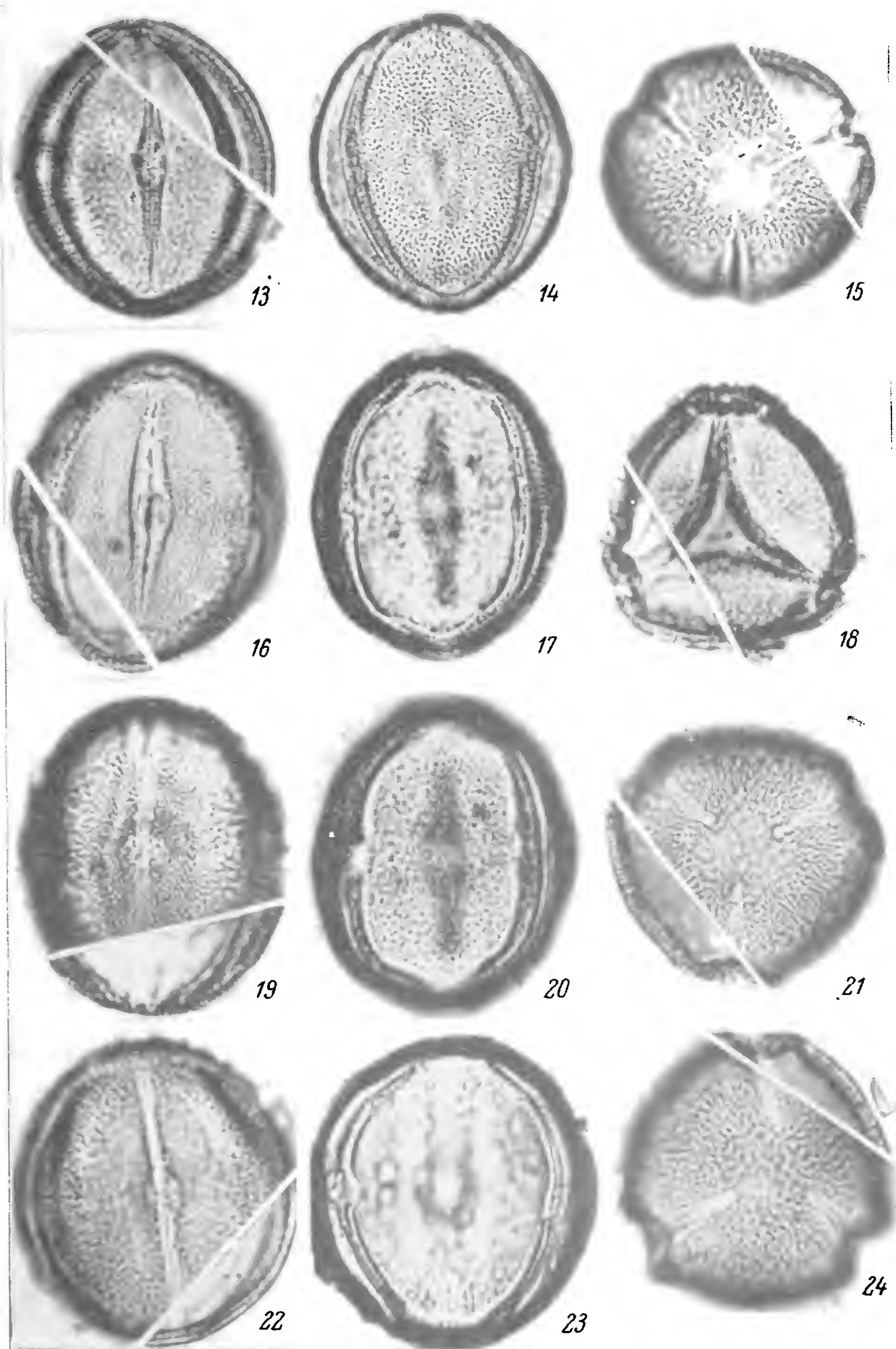


Таблица I. Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увел. 900).

1—3 — *Helianthemum dagestanicum* Rupr.; *4—6* — *H. hirsutum* (Thuill.) Merat; *7—9* — *H. grandiflorum* (Scop.) Lam. et DC.; *10—12* — *H. nummularium* (L.) Dunal.

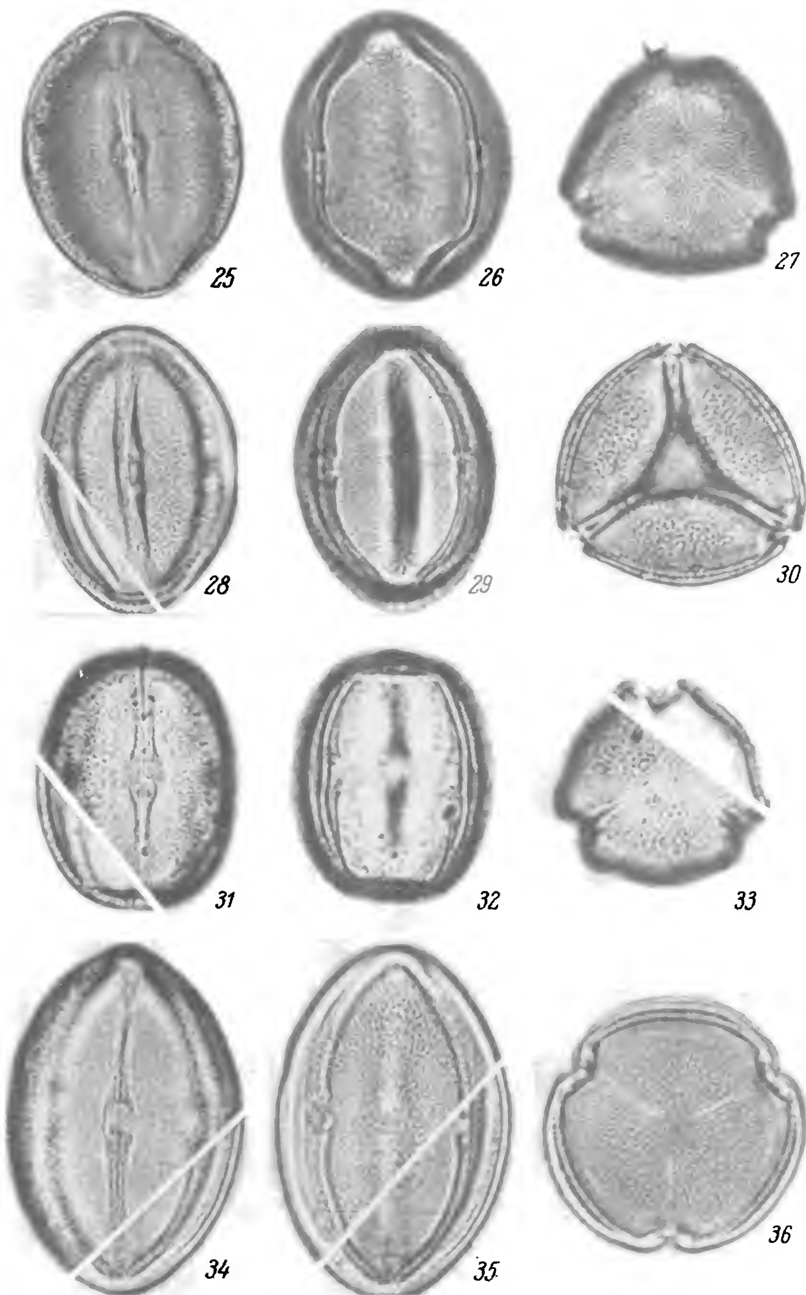
К стр. 831



Т а б л и ц а II. Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увел. 900).

13—15 — *Helianthemum arcticum* (Gross.) Janchen; *16—18* — *H. chamaecistus* Mill. var. *tomentosum* Gross.; *19—21* — *H. ledifolium* (L.) Mill.; *22—24* — *H. lasiocarpum* Willk.

К стр. 833



Т а б л и ц а III. Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увсл. 900).

25—27 — *Helianthemum rupifragum* v. *cretaceum* Juz.; *28—30* — *H. salicifolium* (L.) Mill.; *31—33* — *H. soongoricum* Schrenk; *34—36* — *H. alpestre* (Jacq.) DC.

К стр. 834—835

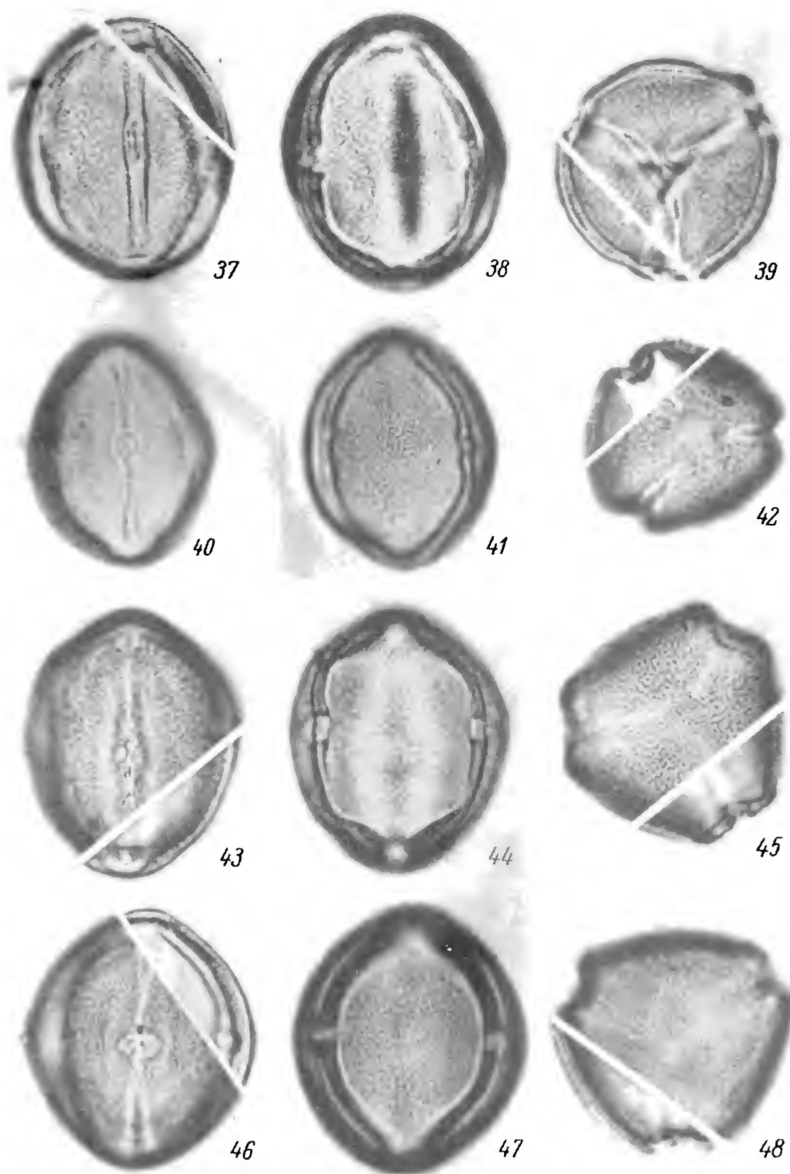


Таблица IV. Пыльцевые зерна *Helianthemum*. (Увел. 900).

37—39 — *Helianthemum orientale* (Gross.) Juz. et Pozd.; 40—42 — *H. canum* (L.) Baumg.; 43—45 — *H. stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd.; 46—48 — *H. ciscaucasicum* Juz. et Pozd.

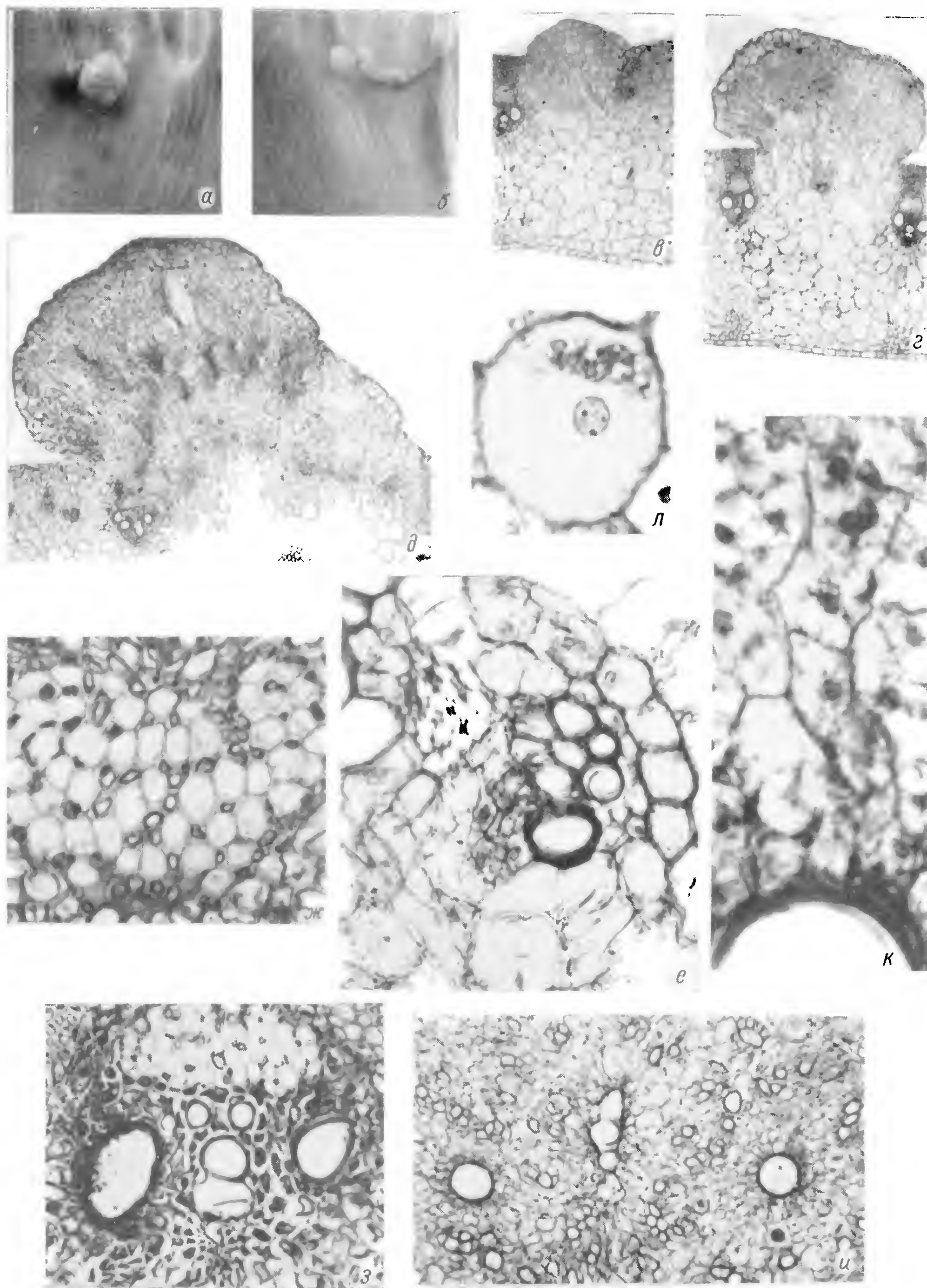


Рис. 1. Структурные особенности галлов одиночнобугристой формы пузырчатой головни на листьях кукурузы.

а—б — галлы одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на границе пластинки и влагалища соответственно с верхней и с нижней стороны листа (натур. вел.); *в—г* — галл одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на границе пластинки и влагалища листа соответственно в начале и к концу бластемоморфного этапа развития (увел. 25); *д* — галл одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы, формирующийся на границе пластинки и влагалища листа, на каллюсоморфном этапе развития. Видны тяжи меристематизированных клеток (увел. 25); *е* — одностороннее разрушение клеток обкладки погруженного проводящего пучка в средней части основания галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на каллюсоморфном этапе его развития (увел. 200); *ж* — обогащение цитоплазмой клеток-спутниц флоэмы и их вакуолизация в выступающем проводящем пучке в основании галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на каллюсоморфном этапе его развития (увел. 450); *з—и* — начало фрагментации и конец фрагментации выступающего проводящего пучка в основании галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы после раздревеснения клеток обкладки на каллюсоморфном этапе развития (увел. соответственно 200 и 100); *к* — сосуд метаксилемы в окружении пролиферирующих паренхимных клеток после фрагментации выступающего проводящего пучка на каллюсоморфном этапе развития галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы (увел. 300); *л* — крахмал над ядром в клетке паренхимы одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на галломорфном этапе его развития (увел. 900).

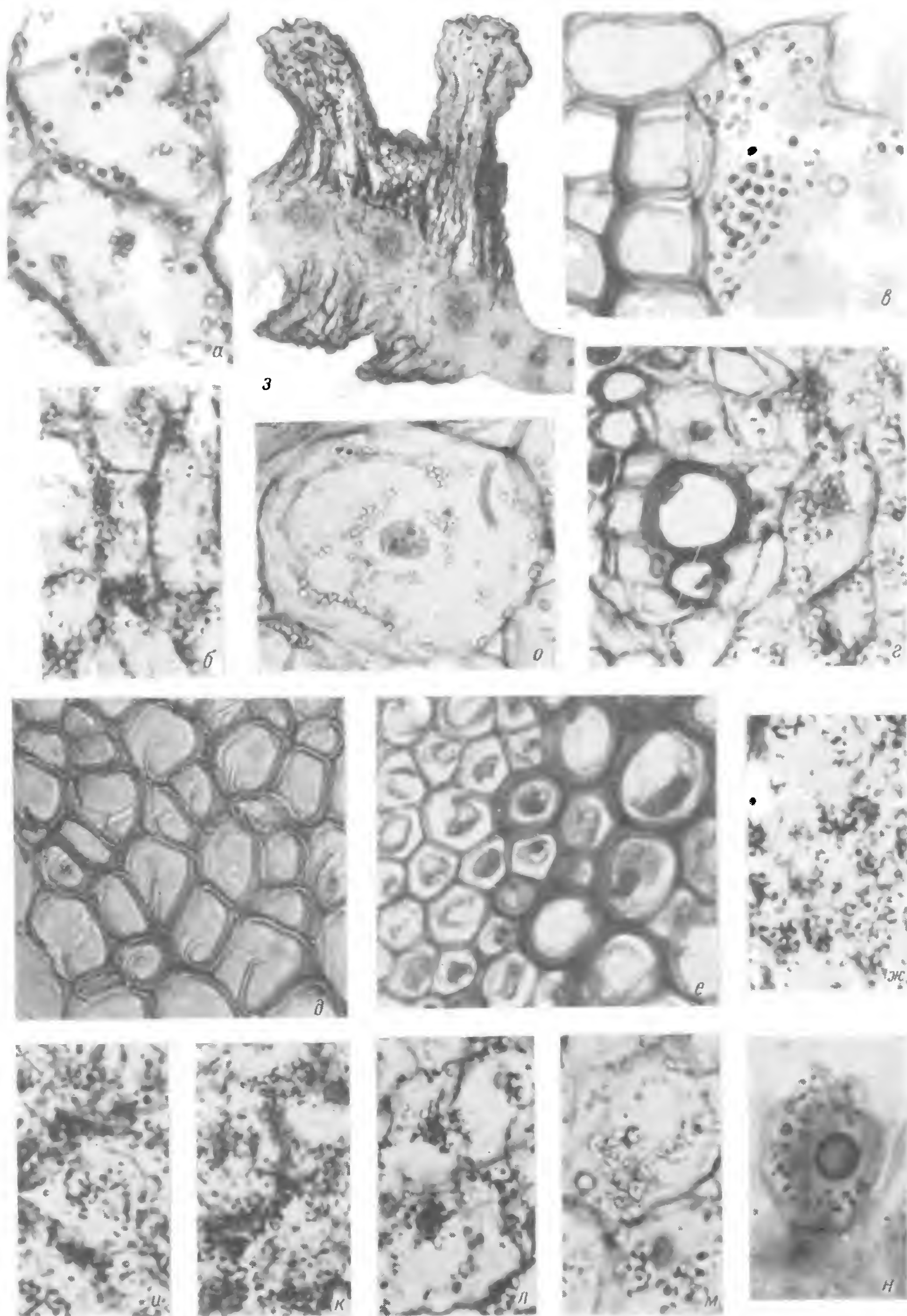


Рис. 2. Структурные особенности галлов одиночнобугристой формы пузырчатой головни на листьях кукурузы.

а — крахмал в клетках паренхимы мезофилла на границе с галлом одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы, находящимся на бластемоморфном этапе развития (увел. 300); *б* — крахмал в клетках клеточного тяжа галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на бластемоморфном этапе его развития (увел. 300); *в—г* — крахмал в клетках паренхимы вокруг разрушенной обкладки погруженного проводящего пучка в основании галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на каллюсоморфном этапе его развития (увел. 300); *д* — расслоение склеренхимных волокон обложки выступающего проводящего пучка галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на каллюсоморфном этапе его развития (увел. 200); *е* — равномерное раздревеснение склеренхимных волокон в обложке выступающего проводящего пучка галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на каллюсоморфном этапе его развития (увел. 200); *ж* — крахмал в клетках нижнестороннего разрастания галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы (увел. 300); *з* — галл одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на галломорфном этапе его развития с нижнесторонним разрастанием (увел. 17); *и—м* — крахмал в клетках паренхимы соответственно в центре, в вершине и в основании верхнестороннего разрастания и между верхнесторонним и нижнесторонним разрастанием галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на галломорфном этапе его развития (увел. 300); *н—о* — крахмал вокруг ядра и над ядром в клетках паренхимы галла одиночнобугристой формы пузырчатой головни кукурузы на галломорфном этапе его развития (увел. 500).

Адрес Редакции «Ботанического журнала»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Завед. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская* и *А. И. Кац*

Сдано в набор 13/III 1970 г. Подписано к печати 29/V 1970 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 8 1/2 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 12.60 усл. печ. л. Бум. л. 4 1/2. Уч.-изд. л. 14.49.
Тип. зак. 838. М-09819. Тираж 2589.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056